Transplantationsversuche an Hydra mit besonderer Berücksichtigung der Induktion, Regionalität und Polarität

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Philosophischen Fakultät
der Philipps-Universität zu Marburg

vorgelegt von

Elfriede Mutz
aus Barmen

Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin
1929

Als Dissertation angenommen am 21. XII. 1928.
Berichterstatter Herr Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. Korschelt
Tag der mündlichen Prüfung: 6. März 1929

Gedruckt mit Genehmigung der Fakultät

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Sonderabdruck aus
Wilhelm Roux' Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen
Band 121, Heft 1/2

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41555603_0080

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 211
Material und Untersuchungsmethoden 211
I. Transplantationsversuche mit inversen Kopfstücken 213
A. Über das Verhalten des aufgepfropften Kopfstückes 213
B. Über das Verhalten des Pfropfstammes nach Transplantation des inversen Kopfstückes bei homoplastischen Vereinigungen . . . 214
1. Erzeugung von Heteromorphosen 215
2. Bildung doppelköpfiger Hydren 221
3. Experimentell erzeugte Knospenbildung 227
a) Vollkommene Knospenbildung 228
b) Unvollkommene Knospenbildung 229
4. Unvollständige Regeneration 232
C. Vergleich der homoplastischen mit autoplastischen Transplantationen 239
D. Vergleich der homoplastischen mit heteroplastischen Transplantationen 243
II. Transplantationsversuche mit Kopfstücken dicht unterhalb der Mundscheibe 246
A. Pfropfungsversuche in Richtung der Längsachse des Körpers . 246
1. Mit inversen Geweberingen 246
2. Mit Kopfstücken in normaler Lage 253
B. Seitliche Transplantationen 254
1. In allen Körperregionen außer Knospungs- und Stielzone . . 254
2. In der Knospungszone 257
3. In der Stielregion 262
III. Transplantationsversuche mit Stielstückchen oberhalb der Fußscheibe 263
A. Vereinigung der Komponenten in Richtung der Längsachse des Körpers 263
1. Das Pfropfreis wird invers aufgepflanzt 264
2. Das Pfropfreis wird in normaler Richtung transplantiert . . 265
B. Seitliche Transplantationen 267
Zusammenfassung 268
Literaturverzeichnis 270

Einleitung.

In zahlreichen Arbeiten sind Transplantationsversuche mit Hydroidpolypen und besonders mit Hydren in der mannigfaltigsten Weise, meistens zur Lösung bestimmter Fragen angestellt worden. Beim Studium der Literatur stieß ich auf die Untersuchungen von Browne (1909), die einzelne Tentakel mit einem kleinen Stückchen Hypostomgewebe seitlich in den Körperstamm von Hydren einpflanzte. Sie machte dabei stets die Beobachtung, daß diese sehr kleinen Pfropfreise, die isoliert wohl kaum lebensfähig waren, ein ganzes Köpfchen bzw. eine kleine, sich als Knospe loslösende *Hydra* bildeten. Als Erklärung für diese Erscheinung lesen wir bei Browne folgendes: „The stimulus can be given by no other grafted piece than the material that lies at the base of the free tentacles." Dies war der Punkt, an den ich anknüpfte. Wenn schon Hypostomgewebe von so geringer Größe in der Lage war, einen Einfluß auszuüben auf einen weit größeren Komponenten, d. h. ihn zu veranlassen, Material zur Regeneration bereit zu stellen, wieviel mehr mußte dazu eine vollständige Mundscheibe fähig sein. Dies zu prüfen, war zunächst die Aufgabe meiner Untersuchungen. Ich ging dabei so vor, daß ich ein Kopfstück mit vollkommen unverletztem Hypostom mit anderen Komponenten invers zur Verwachsung brachte, um zu erfahren, wie es sich in den Gesamtorganismus einfügte und wie sich sein Verhältnis zu anderen Teilstücken im weiteren Verlauf der Experimente gestaltete.

Eine zweite Arbeit, die Untersuchung von Burt (1925), soll in den Mittelpunkt des zweiten Teiles gestellt werden. Burt operierte mit kleinen Kopfringen unterhalb der Mundscheibe. Diese waren stets in der Lage, zu regenerieren. Da sie nur Köpfe bildeten, bezeichnete sie Burt als „unipotent system". Diese Untersuchungen gaben Veranlassung, zu einer Reihe weiterer Fragen Stellung zu nehmen. Gleichzeitig galt es, das Problem der Induktionswirkung weiter zu verfolgen, und da die Kopfringe, die mit anderen Komponenten zur Vereinigung kamen, kein Zellenmaterial des Hypostoms enthielten, konnte leicht entschieden werden, ob allein dem Hypostom diese Wirkung der Induktion zuzuschreiben war.

Der zweite Teil der Burtschen Arbeit, Versuche mit Stielgeweberingen dicht oberhalb der Fußdrüse — entsprechend den Kopfringen — war Gegenstand weiterer Untersuchungen. Aus Arbeiten von Goetsch (1926) war ferner bekannt, daß der Stiel einer *Hydra*, als höher differenziertes Gewebe, auf andere Teilstücke einen großen Einfluß auszuüben vermag. Dies näher zu untersuchen und seine Wirkung mit der des Hypostomgewebes zu vergleichen, war die Aufgabe des dritten Teiles meiner Arbeit.

Material und Untersuchungsmethoden.

Die in dieser Arbeit zur Untersuchung gelangten Hydren, wurden teilweise in dem Teich des Botanischen Gartens, teilweise in einem Graben bei Marburg

gefunden. Gleich von Anfang an bemühte ich mich, die einzelnen Arten gesondert in die verschiedenen Gefäße zu bringen. Dies waren breite, nicht allzugroße, gut übersichtliche Gläser, deren Boden mit einer dünnen Erdschicht bedeckt war. Durch eine große Anzahl von Wasserpflanzen, wie Wasserlinsen, *Elodea*, *Ceratophyllum* wurde für eine gute Durchlüftung der Aquarien gesorgt, und die starke Sauerstoffentwicklung, verbunden mit einer reichlichen, regelmäßig alle 2 Tage stattfindenden Fütterung führte eine starke Knospenbildung herbei. Zur Nahrung gelangten für die braunen *Hydra*-Arten Daphnien, und als diese infolge strenger Kälte nicht zu bekommen waren, zerkleinerte Mückenlarven. Letztere zu verfüttern war ziemlich mühsam, da jedes einzelne Tier gefüttert werden mußte. Außerdem behagte augenscheinlich den Polypen diese Nahrung nicht, so daß in jene Zeit große Depressionen fielen, an denen teilweise die Kulturen zugrunde gingen. Die grüne *Hydra* zog Ostracoden der *Daphnia* vor.

Die Depressionserscheinungen traten in derselben Weise zutage, wie dies z. B. von Koch (1912), Boecker (1914), P. Schulze (1917) und anderen beschrieben worden ist. Zunächst bekamen die Tentakel kleine Knöpfchen; sie verkürzten sich mehr und mehr und auch die Bewegungen ließen nach. Dann griff die Depression auf den Körper der *Hydra* über, der zu einem kleinen Klümpchen zusammenschrumpfte und sich schließlich vollkommen auflöste. Der Verfall der *Hydra* ging sehr schnell vor sich, nicht allmählich wie bei den durch Hungerzustände hervorgerufenen Depressionen.

Charakteristisch für diese von Depressionen befallenen Tiere war das starke Auftreten von *Kerona*, die aber wohl kaum, wie vielfach behauptet wurde, die Depressionen verursacht. Sie ist nur eine Begleiterscheinung dieser Zustände, da sie in den abgestorbenen und fortgeschleuderten *Hydra*-Zellen reichliche Nahrung findet. Außer *Kerona* war dann noch *Trichodina* vorhanden, aber in weit geringerem Maße und vielmehr bei gesunden Tieren.

Neben diesen beiden charakteristischen Parasiten beobachtete ich im Innern des Tieres, vor allem im Stiel der *Pelmatohydra* Ciliaten, die bedeutend kleiner waren als die eben genannten, und die in großer Menge nach Entfernung der Fußdrüse aus dem aboralen Teil hervorquollen. Vielfach konnte ich sie auch außerhalb der Polypen an verdauten, nach außen beförderten Resten von Daphnien sehen. Da sie aber mit Depressionszuständen der Hydren nicht im Zusammenhang standen, wurde ihnen weiter keine Beachtung geschenkt.

Die Bestimmung der einzelnen Arten der *Hydra* erfolgte nach P. Schulze (1917 und 1922). Hinsichtlich der grünen *Chlorohydra* besteht kein Zweifel, zumal sie die einzige ihrer Gattung ist. Unter den braunen Süßwasserpolypen kann die gestielte, mit langen Tentakeln ausgestattete, gonochoristische *Pelmatohydra* von den übrigen braunen *Hydra*-Arten unterschieden werden. Von der Gattung *Hydra* experimentierte ich mit der zwittrigen *Hydra vulgaris* und der getrenntgeschlechtlichen *Hydra attenuata*. Beide Arten sind äußerlich, was Gestalt, Größe und Zahl der Tentakel anbetrifft, nur sehr schwer voneinander zu unterscheiden. Nur nach den Nesselkapseln, vor allem nach den Streptolinen und Penetranten, konnte eine Sonderung der beiden Arten mit ziemlicher Sicherheit vorgenommen werden. Die hiernach als *vulgaris* bestimmten Hydren bildeten zufällig später Geschlechtsorgane. Eier und Hoden, die gleichzeitig am Tier vorhanden waren, zeigten die typischen Merkmale, die P. Schulze (1917) abgebildet hat. Das Ei besaß Kugelgestalt und die Embryothek war mit langen, dünnen Stacheln versehen. Damit war ein Beweis dafür erbracht, daß, wenn auch die zur Bestimmung vorliegenden Hydren keine Geschlechtsorgane aufzuweisen hatten, sie nach den Nesselkapseln einwandfrei bestimmt werden konnten.

Alle diese Arten kamen bei meinen Experimenten zur Verwendung. Die

operierten Tiere wurden in kleinen Petrischalen gehalten und jeder Schale ein kleines Zweigstückchen von *Elodea* beigegeben. Als Wasser verwendete ich abgestandenes Leitungswasser, das ein bis mehrere Wochen in einem besonderen, mit zahlreichen Wasserpflanzen versehenen Glase für diese Zwecke geeignet gemacht worden war. Das Wasser brauchte nicht sehr oft erneuert zu werden, wenn man sorgfältig die restlichen Teile der verdauten Beutetiere entfernte. In diesen kleinen Gefäßen ließen sich die transplantierten Hydren gut beobachten, ich konnte sie, ohne sie herauszunehmen, unter die Lupe bzw. unter das Mikroskop bringen.

Die Ausführung der Transplantationsversuche geschah zum Teil in derselben Weise, wie Tripp (1928) sie angibt, da ich dessen als wirklich praktisch erwiesene Arbeitsmethode übernahm. Tripp benutzte Glasfäden, deren äußerstes Ende in einem Winkel von 20—30° umgebogen war. Vor der Transplantation schob er ein Wachskügelchen auf den Glasfaden, und wenn die Pfropfung beendet war, wurde ein zweites Wachskügelchen zum Zusammenschieben der Teilstücke aufgesteckt. Andererseits verwandte ich nicht zu harte Borsten, besonders bei den Versuchen, bei denen sofort nach der Transplantation noch Teile der *Hydra* entfernt werden mußten (siehe II. Teil der Arbeit). Die Ausführung der Experimente nach der letzteren Methode war viel mühsamer und beschwerlicher, da die Tiere zwecks besserer Verwachsung ab und zu aus dem Wasser genommen werden mußten. Das war bei der ersteren Methode nicht nötig; denn durch die im Wasser leicht verschiebbaren Wachskügelchen wurden die vereinigten Komponenten auf einen ihrer maximalen Ausdehnung angemessenen Raum beschränkt, so daß ein Auseinanderweichen der Teilstücke nicht erfolgen konnte.

I. Transplantationsversuche mit inversen Kopfstücken.

A. Über das Verhalten des aufgepfropften Kopfstückes.

Im ersten Teile meiner Untersuchungen wurde, wie schon in der Einleitung kurz erwähnt, ein Kopfstück invers, also mit der Mundscheibe, die vollkommen unverletzt blieb, auf andere Komponenten aufgepfropft. Die Verwachsung erfolgte nur sehr schwer und dauerte naturgemäß viel länger als eine Verwachsung zweier Wundflächen, wie sie gewöhnlich bei Transplantationen vorhanden sind. Trotzdem trat die Verwachsung ein. Bald danach fand eine Verlagerung des aufgepfropften Kopfstückes statt. Dies wird noch im einzelnen näher zu beschreiben sein.

Die einfachste Art der Versuchsanordnung war die, daß man von zwei Tieren den Kopf des einen umgekehrt in Richtung der Längsachse auf ein hinteres Teilstück des anderen aufpflanzte (Abb. 1 *A*). Dabei und bei allen noch später zu beschreibenden Versuchen interessiert zunächst das Verhalten des Kopfstückes selbst. Wird es seine eigene Individualität behalten und damit seine Polarität, oder aber, da es an Quantität gegenüber dem anderen Komponenten zurückstand, in ihm aufgehen, wie wir dies von Mittelstücken wissen?

Bevor ich diese Frage beantworte, möchte ich einige Erörterungen vorausschicken. Der *Hydra*-Körper besitzt bekanntlich eine bestimmte polare Einstellung, denn man unterscheidet das orale von dem aboralen Ende des Körpers, die Mundregion von der Fußscheibe. Mit dieser po-

laren Differenzierung geht Hand in Hand eine funktionelle Verschiedenheit, die wiederum ihren Grund in der verschiedenartigen Struktur hat, welche die Zellen der beiden Pole auszeichnet. Demnach könnte man die beiden Pole als organisierende Faktoren ansehen, die eine höhere Organisation besitzen als die zwischen ihnen liegenden Gewebeteile und somit das ganze Tier beeinflussen. Wenn nun, wie in unserem Falle, ein höher organisiertes Teilstück mit weniger hoch organisiertem Gewebe der mittleren Regionen in Berührung gebracht wird, ist es leicht einzusehen, daß die höhere Organisation siegt. Damit ist dann aber auch die Frage beantwortet, die zu Anfang dieser Erörterungen gestellt wurde. Tatsächlich habe ich bei meinen sämtlichen inversen Kopftransplantationen nur ein einziges Mal beobachtet, daß das inverse Pfropfreis durch Umschmelzung seiner Tentakel oder sonstige Umarbeitung seines Gewebes den Charakter als Kopfstück änderte und von dem größeren Komponenten

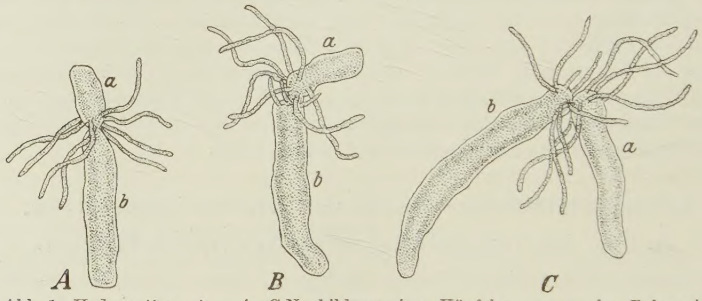

Abb. 1. *Hydra attenuata*. *A—C* Neubildung eines Köpfchens am oralen Pol nach Transplantation eines inversen Kopfstückes. *a* Pfropfreis; *b* Pfropfstamm.

resorbiert wurde. Im übrigen verhielt es sich wie ein selbsttätiger Organismus, fing mit seinen Tentakeln Beutetiere, nahm diese in sein Inneres auf, verdaute sie und benutzte die dadurch gewonnenen Lebenskräfte zum weiteren Aufbau, was schon äußerlich an seiner Größenzunahme zu erkennen war. Wurde es frühzeitig oder auch später von dem Hauptkomponenten getrennt, so war sein Verhalten nicht anders. Ja, man muß sogar noch einen Schritt weiter gehen, wenn man, wie Goetsch (1926) und Issayew (1926) es tun, in Betracht zieht, daß die Mundscheibe organisierende Zentren besitzt, d. h. Zentren, die nicht nur organisierende Kräfte für ihr eigenes Gewebe bereit haben, sondern auch „auf jede andere Substanz, welche in die Zone ihres Einflusses gelangt, umgestaltend wirken, zum wenigsten Tentakelbildungen hervorrufen können".

B. Über das Verhalten des Pfropfstammes nach Transplantation des inversen Kopfstückes bei homoplastischen Vereinigungen.

Zu Bildungen von Tentakeln, wenn nicht gar zur Bildung eines Köpfchens am Pfropfstamm kam es bei fast allen meinen Versuchen, die in dieser Richtung gemacht wurden. Bei der schon oben angeführten Trans-

plantation (*Hydra attenuata*) erreichte das Kopfstück *a*, nachdem es mit der Wundfläche des anderen Komponenten *b* verwachsen war, durch Verlagerung einen vollkommenen Grad der Selbständigkeit (Abb. 1 *B*). Infolge der Verlagerung hing das Kopfstück seitlich an der Proboscis mit dem anderen Komponenten zusammen. Dadurch war es keineswegs in seiner Bewegungsmöglichkeit oder Nahrungsaufnahme gehindert. Diese Verbindung bestand als einzige Kommunikation zwischen den beiden Tieren und auf diese Weise war ein Materialstrom von dem einen zum anderen Teilstück möglich. Schon einige Tage nach der Operation zeigten sich deutlich die ersten Tentakelknospen an dem Hauptkomponenten (Abb. 1 *B*) und bald darauf war ein kleines Köpfchen vollkommen ausgebildet (Abb. 1 *C*).

1. Erzeugung von Heteromorphosen.

Dieser eben beschriebene Fall ist weniger verwunderlich, da eine orale Schnittfläche das Verlorene, einen Kopf, wieder ergänzt. Viel interessanter mußte es natürlich sein, am aboralen Pol auf dieselbe Weise eine Kopfbildung hervorzurufen und damit eine polare Heteromorphose zu erzeugen.

Einer *Pelmatohydra* wurde der Kopf abgeschnitten, einer anderen der Stiel, dann das Kopfstück in umgekehrter Richtung mit der aboralen Wundfläche des anderen Teilstückes zur Verheilung gebracht (Abb. 2 *A*). Bereits am 5. Tage nach der Transplantation bildeten sich am aboralen Pol des Hauptkomponenten zwei Tentakel (Abb. 2 *B*), deren Zahl sich nach weiteren 2 Tagen auf vier erhöht hatte. Inzwischen hatte sich das Kopfstück, wohl unter dem Einfluß der Zugwirkung, von seinem Komponenten getrennt. Normalerweise, d. h. ohne Aufpflanzen des Kopfstückes, würde, der Polarität entsprechend, am aboralen Pol des Hauptkomponenten eine Fußdrüse entstanden sein. Die auf die angegebene Weise mit zwei Köpfen versehene *Hydra* blieb 14 Tage lang in diesem Stadium, ohne ihr Aussehen zu verändern. Nur die Zahl der Tentakel am neu entstandenen, heteromorphen Kopf hatte sich auf sechs ergänzt. Schließlich ging das Tier zur Knospenbildung über (Abb. 2 *C*). Die Anlage der ersten beiden Knospen geschah genau in der Mitte der *Hydra*, und zwar an beiden Seiten des Körpers, etwa zu gleicher Zeit. Sie wurden vollkommen ausgebildet und lösten sich bald los. Die Stelle, an der sie gesessen hatten, zog sich dünner aus und wurde farblos (Abb. 2 *D*). Mit anderen Worten: Es war durch den Verbrauch des Magengewebes infolge Knospung Stielgewebe entstanden und damit der gemeinsame Magenraum in zwei gesonderte getrennt worden, von denen jeder einen Kopf und einen gemeinsamen Stiel besaß, der infolge erhöhter Knospentätigkeit, die nun einsetzte, bald größer wurde und nach einem weiteren Monat zwei Fußdrüsen bildete. In diesem Augenblick fand die Trennung der beiden nunmehr vollkommen entwickelten Hydren statt.

Diese Versuche wurden in derselben Weise wiederholt; aber es gelang nicht, bei allen den gleichen Verlauf, also Bildung einer polaren Heteromorphose am aboralen Ende des Hauptkomponenten zu erzielen. Das soll in folgendem Versuch beschrieben werden:

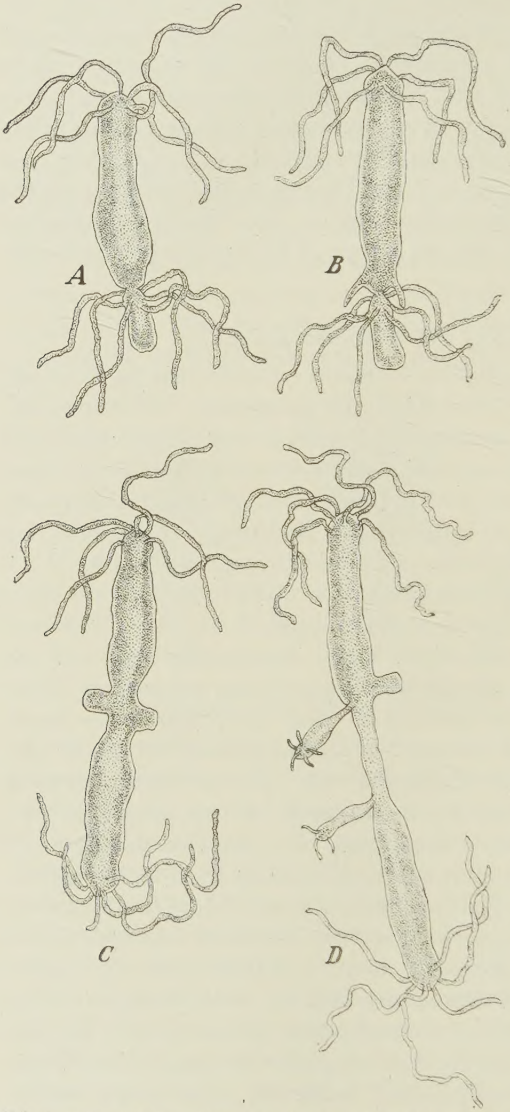

Abb. 2. *Pelmatohydra oligactis*. *A* und *B* Induktion eines heteromorphen Kopfes am aboralen Pol durch Transplantation eines inversen Kopfstückes. *C* und *D* Regulation der polaren Heteromorphose.

Auf eine ihres Stieles beraubte *Pelmatohydra* wurde ein Kopfstück einer anderen *Hydra* derselben Art invers aufgepflanzt, wie das im vorhergehenden Versuch schon angegeben wurde (Abb. 2*A*). In diesem Falle bildete sich nun kein neues Köpfchen am aboralen Pol des Komponenten *b*. Vielmehr wurde durch Drehung und Verlagerung das Kopfstück schräg an das aborale Ende des Polypen gestellt (Abb. 3*A*). Wohl bildeten sich an dem am aboralen Ende liegenden Kopf mehrere neue Tentakel, so daß die Normalzahl von sechs Tentakeln bei weitem überschritten wurde. Damit Hand in Hand ging eine Regulation der Tentakel, d. h. zwei und in einem Falle sogar drei Tentakel verschmolzen miteinander (Abb. 3*B*), ohne daß dadurch, solange ich das Tier beobachten konnte, die Normalzahl erreicht worden wäre. Immer wieder wurden neue Tentakelknospen angelegt. Auf den Verschmelzungsvorgang der Tentakel wird noch an anderer Stelle im einzelnen zurückzukommen sein.

Im weiteren Verlauf dieses Experimentes verhielt sich das Tier so, wie das schon von der wirklichen, polaren Heteromorphose beschrieben worden ist, d. h. es ging dazu über, in der Mitte zwei Knospen anzulegen

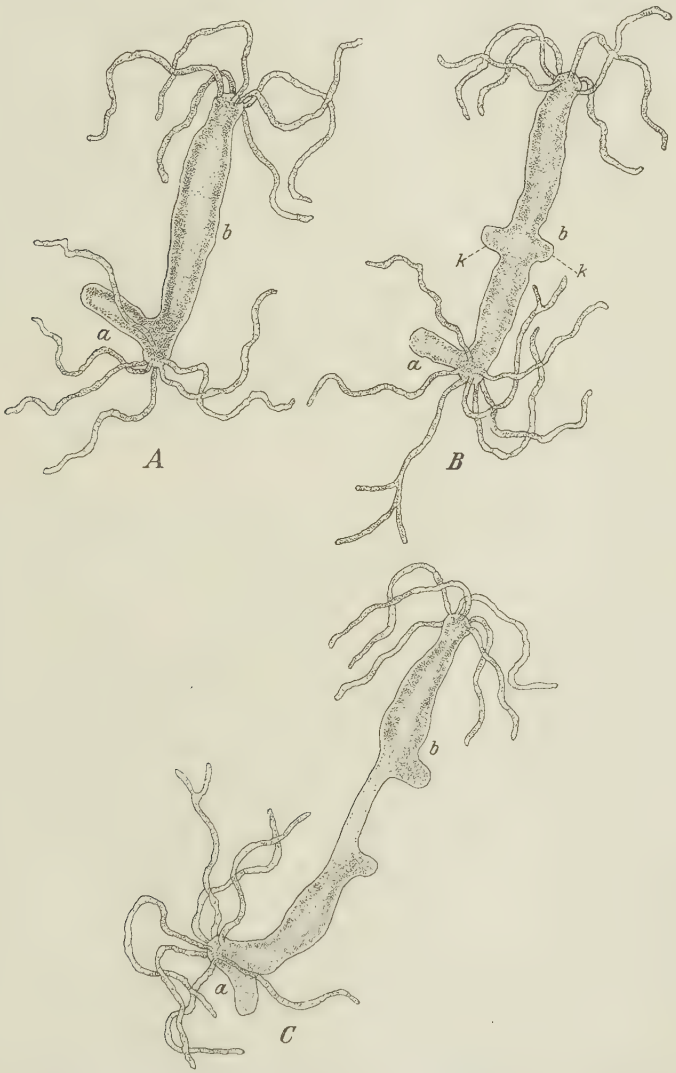

Abb. 3. *Pelmatohydra oligactis*. *A* Erzeugung einer unvollkommenen polaren Heteromorphose. *B* und *C* Regulation derselben. *a* Pfropfreis; *b* Pfropfstamm; *k* Knospe.

(Abb. 3 *B*), denen bald mehrere folgten, die sich alle loslösten. Nachdem sich durch die intensive Knospentätigkeit nach und nach Stielgewebe gebildet hatte, und auch allmählich zwei Fußdrüsen entstanden waren,

trennten sich die beiden Tiere. Der Rest des aufgepfropften Kopfstückes war langsam kleiner und schließlich von dem Stamm resorbiert worden.

Dieses eben angeführte Beispiel der unvollkommenen Heteromorphose und das davon wenig unterschiedliche der echten polaren Heteromorphose zeigen deutlich, daß eine Umkehrung der Polarität durch das Experiment erzielt werden kann. Sie bestätigen von neuem die Ergebnisse älterer Autoren, die auf andere Weise ähnliches erreicht haben. Von den niederen Vertretern unter den Tieren, zu denen ja auch die Cölenteraten gehören, weiß man, daß ihre Polarität nicht besonders scharf ausgeprägt ist und deshalb leicht beeinflußt werden kann. Bekanntlich hat Loeb (1891) als erster in dieser Hinsicht systematische Versuche mit Hydroidpolypen angestellt. Wurde z. B. ein Stammstückchen von *Tubularia* mit dem oralen Ende in den Sand gesteckt, bildete sich am aboralen Ende ein Kopf; waren dagegen beide Pole frei, konnten an beiden Köpfe entstehen. In dieser Art sind noch viele Experimente ausgeführt worden, die hier aber weniger interessieren.

Neben den Hydroidpolypen ist die Süßwasser-*Hydra* ein beliebtes Objekt, bei dem die Überwindung der Polarität und die Erzeugung der Heteromorphosen festgestellt wurde.

Meines Wissens hat Wetzel (1895—1898) zuerst Heteromorphosen bei *Hydra* beschrieben. Er brachte zwei Hydren, die in der Mitte durchschnitten waren, mit ihren aboralen Enden zur Verwachsung. Dann schnitt er den Kopf des einen Komponenten dicht unter dem Tentakelkranz ab. Es bildete sich an der oralen Wundfläche ein Fuß, der einem normalen entsprach und seine Funktion des Anheftens ausübte. Ähnliche Versuche Peebles (1900) und Kings (1901—1903) zeigten dieselben Resultate. Koelitz (1911) beobachtete bei einer Transplantation zweier der Fußscheiben beraubter Polypen, die er aboral vereinigte, durch weitgehende Umgestaltung auf dem Wege der Heteromorphose die Ausbildung eines einheitlichen Individuums. In diesem Fall war eine Heteromorphose dadurch entstanden, daß durch Regulationserscheinungen, wie Abnahme eines Teilstückes, allmähliches Verschwinden der Tentakel, der ursprüngliche Kopf in einen Fuß umgewandelt wurde. Weitere geeignete Versuche, die Überwindung der Polarität zu beweisen, führte Goetsch (1926) aus. Nach Einsetzen eines Stielstückchens mit umgekehrter Polarität an Stelle eines Tentakelkranzes zerschnitt Goetsch das Tier in zwei Teile. Bei der Hälfte mit gestörter Polarität konnte er eine heteromorphe Bildung erzeugen; denn an der aboralen Schnittfläche entstand ein Kopf und damit ein vollständiges Individuum.

Schließlich seien noch einige Versuche von Burt (1925) erwähnt, die sich ebenfalls mit diesem Problem beschäftigen. Burt transplantierte kleine Stückchen des Kopf- bzw. des Fußgewebes auf den Fuß bzw. Kopf eines anderen Polypen. Wird z. B. dem enthaupteten Tier ein Kopfring in umgekehrter Richtung angefügt, so entsteht an dem aboralen Pol ein Kopf und entsprechend an der oralen Schnittfläche des ebenfalls invers auf die Fußregion transplantierten Fußstückchens ein Fuß. Die Versuche von Burt sind im zweiten und dritten Teil dieser Arbeit Gegenstand genauerer Untersuchungen. Sie wurden nur der Vollständigkeit wegen an dieser Stelle ganz kurz erwähnt.

Es ist nicht schwer, eine Reihe von Versuchen aufzuzählen, die alle auf eine mehr oder minder große Überwindung der Polarität hinweisen.

Aber für diese immerhin recht merkwürdige Erscheinung eine Erklärung zu finden, scheint mir nicht ganz leicht zu sein.

In den meisten der hier angeführten Fälle handelt es sich um eine Beeinflussung des kleineren Komponenten durch den größeren. Dies zeigt ganz deutlich der Versuch von Koelitz (1911), bei dem ohne weitere Eingriffe eine weitgehende Umgestaltung und Umorganisierung eines Pfropfstückes stattfand. Mit der Beeinflussung eines Teilstückes durch das andere befassen sich auch die Versuche von Wetzel (1895—97), Peebles (1900) und King (1901—03). Immerhin zeigt sich hier schon eine gewisse graduelle Abstufung der Bildungsfähigkeit gewisser Teile in verschiedenen Körperzonen. Je näher der Vereinigungsstelle nach Transplantation zweier Kopfstücke mit ihren aboralen Polen der eine Kopf der *Hydra* abgeschnitten wurde, um so sicherer konnte an dieser Wundfläche eine Fußscheibe erzielt und im umgekehrten Falle ein Kopf gebildet werden, oder aber nach Abtrennung beider Enden an dem einen ein Fuß, an dem anderen ein Kopf entstehen.

Goetsch (1926) endlich nimmt zur Erklärung seiner Versuche an, daß ein höher organisierter, aber viel kleinerer Komponent — in diesem Falle ein Stielstück — einem größeren, wenig differenzierten und schwach polarisierten Mittelstück das Gepräge der weiteren Entwicklung aufdrückt. Also auch hier handelt es sich wieder um eine Beeinflussung des einen Komponenten durch den anderen.

Zur Erklärung meiner eigenen Versuche muß ich die von Goetsch gegebene Deutung für die Umkehrung der Polarität und Bildung von Heteromorphosen anwenden. Zwar ist es in diesem Falle kein Stielstück, sondern Kopf-, d. h. Hypostomgewebe, das in vollkommen unverletztem Zustande mit einer Wundfläche in Berührung gebracht wird. Wie ich schon zu Anfang dieses Kapitels erwähnte, nimmt man an, daß sich in der Mundscheibe besondere Organkomplexe befinden, Zellen, die eine höhere Differenzierung, eine bestimmte Organisationshöhe besitzen und damit über weniger differenzierte und nur schwach oder gar nicht polarisierte Teile die Herrschaft erringen. Um Gewebe von geringer Organisationshöhe, das, entfernt von einem organisatorisch wirkenden Pole, nicht mehr in der Zone seines Einflusses liegt, und daher durch direkte Berührung mit einem neuen Organisationszentrum dessen Polarität annimmt, handelt es sich in dem auf S. 215 beschriebenen Versuch.

In welcher Form die Organkomplexe oder Zellelemente auftreten, die nach Transplantation den anderen Komponenten veranlassen, ein Köpfchen zu bilden, läßt sich schwer sagen. Man könnte vielleicht vermuten, daß Nervenzellen, die, wie man weiß, an der Basis der Tentakel dicht gedrängt vorkommen, irgendeine Rolle bei der Erzeugung des Köpfchens spielen. Es ist ja bekannt, daß bei Anwesenheit des Nervensystems ein besserer, bei dessen Fehlen ein weniger guter Verlauf der Regeneration

stattfinden, ja, sogar eine Neubildung mancher Teile unterbleiben kann. Wie die Untersuchungen an Turbellarien und die Joestschen (1897) Transplantationsversuche an Lumbriciden ergaben, war das Zentralnervensystem einer der wichtigsten Faktoren, die für die Regeneration in Frage kamen. Von Nervenzentren kann bei der *Hydra* allerdings nicht die Rede sein, da sie nur ein diffuses Nervensystem besitzt; aber vielleicht würde es nicht allzu kühn erscheinen, diese Versuche mit den eben angeführten Beispielen in Verbindung zu bringen.

In seiner kürzlich erschienenen Arbeit, die mir erst zugänglich wurde, als ich diesen Teil meiner Untersuchungen schon abgeschlossen hatte, nimmt Tripp (1928) an, daß bei Heteromorphosen sich die Regenerationskraft anstatt nach vorwärts nach rückwärts äußert, weil durch ein transplantiertes Körperstück ein Hindernis geboten wird. Dadurch sei die Regenerationskraft veranlaßt, einen Ausweg zu suchen und diesen finde sie in der entgegengesetzten Richtung, die weniger Widerstand gebe. Tripp ist der Ansicht, daß für seine Untersuchungen nur diese Deutungen der Polaritätsumkehr in Frage komme und nicht die von Goetsch (1926) gegebene der Beeinflussung durch ein höher organisiertes Gewebe. Für seine Versuche mag dies zutreffen. Aber wie nun, wenn man die Versuchsanordnung erweitert? Die eben angeführten Beispiele der polaren Heteromorphose lassen deutlich erkennen, daß die organisierende Kraft der Mundscheibe die Umkehrung der Polarität hervorruft. Schon die Überlegung, daß bei Transplantationen inverser Kopfstücke stets eine gleiche Bildung induziert wurde, bestätigt diese Annahme. Wollten wir die Trippsche Erklärung auf die Beispiele der Heteromorphosen anwenden, dürfte eine Erzeugung des Kopfes am aboralen Ende nicht stattfinden, da durch die Transplantation des Kopfstückes (Abb. 2 *A*) eine Hemmung gegeben ist.

Nun könnte meinen Versuchen entgegengehalten werden, daß sich die Regenerationskraft am ursprünglich oralen Pol, also am entgegengesetzten Ende, gar nicht äußern kann, weil sie durch das Vorhandensein des Kopfes von vornherein in ihrer Tätigkeit gehindert wird. Darum wurden noch nachträglich Versuche gemacht, bei denen ich die Transplantation zwar in derselben Weise ausführte (siehe Abb. 2 *A*) wie bei den vorhergehenden Experimenten, nur schnitt ich gleich nach der Verwachsung den Kopf des Hauptkomponenten ab. Es zeigten sich dieselben Ergebnisse wie bei der polaren Heteromorphose. Am aboralen Pol bildete sich ein Kopf, der die Direktion der übrigen Gewebemassen übernahm, und nachdem mit seiner Entwicklung die Polarität festgelegt war, wurde am gegenüberliegenden Ende des Hauptkomponenten kein Kopf regeneriert, sondern es entstand auf dem Wege der Knospenbildung ein Stiel. Das transplantierte Kopfstück hatte sich inzwischen von dem mit ihm zur Vereinigung gelangten Komponenten getrennt, und so war eine normale *Hydra* entstanden.

Ein entsprechender Versuch bei autoplastischen Vereinigungen, auf die ich an dieser Stelle schon hinweisen möchte, führte, wie wir noch sehen werden, zu denselben Ergebnissen. Damit glaube ich genügend Material zu dem Beweis beigebracht zu haben, daß bei Transplantationen durch höher organisierte Gewebe eine Beeinflussung des weniger organisierten Zellenmaterials stattfinden kann.

2. Bildung doppelköpfiger Hydren.

Die in diesem Abschnitt zu beschreibenden, durch Transplantation hervorgerufenen Doppelkopfbildungen beschränken sich auf seitliche Transplantationen, die in allen Körperregionen der *Hydra* ausgeführt wurden. Die in der Knospungszone vorgenommenen Pfropfungen sollen, da sie einen neuen Gesichtspunkt ergeben, im nächsten Kapitel ausreichend Erwähnung finden. Hier handelt es sich also um die künstliche Erzeugung von Doppelkopfbildungen.

Doppelköpfige Hydren und die sich daran anschließenden Regulationsvorgänge sind dem Beobachter, der sich mit experimentellen Untersuchungen an Polypen längere Zeit beschäftigt hat, keine seltene Erscheinung. Dabei ist natürlich zu unterscheiden zwischen dem durch sogenannte spontane Längsteilung verursachten doppelköpfigen Stadium einer *Hydra* (die spontane Längsteilung soll am Ende dieses Abschnittes erwähnt werden) und dem durch künstlichen Eingriff erzielten. Auf all die einzelnen Deutungen des letzten Falles einzugehen, würde hier zu weit führen, ich verweise daher auf eine Zusammenstellung von Issayew (1926) und Tripp (1928). Die Trippsche Erklärung des Spaltungsprozesses habe ich an vielen Objekten nachprüfen können. Darauf muß ich noch an anderer Stelle zu sprechen kommen.

Schon im vorhergehenden Abschnitt über die Entstehung der Heteromorphosen wurde darauf aufmerksam gemacht, daß durch Transplantation eines inversen Kopfstückes am aboralen Pol des Pfropfstammes ein Kopf induziert werden kann, der als heteromorphe Bildung dem Gesetz der Polarität widerspricht. Hier bei der Doppelkopfbildung liegen die Verhältnisse ähnlich, was am besten durch ein konkretes Beispiel erläutert wird.

Ein inverses *Pelmatohydra*-Kopfstück wird seitlich etwa in die Mitte des Körperstammes einer anderen *Pelmatohydra* eingepflanzt, und zwar so, daß der unverletzte orale Pol der Kopfscheibe mit der seitlichen Wunde des Hauptkomponenten in direkte Berührung kommt. Die Verwachsung gelingt auch in diesem Falle ohne besondere Schwierigkeiten. Schon nach einigen Tagen zeigt sich deutlich eine kleine Vorwölbung des Pfropfstammgewebes an der Stelle, an welcher die beiden Komponenten zur Vereinigung gelangt waren. Diese gleicht auffallend der ersten Anlage einer Knospe. Der weitere Verlauf des Experimentes zeigt aber, daß

diese Vorwölbung keine Knospe sein kann (Abb. 4 *A*). Sie ist eine Gewebebrücke, eine Verbindung zwischen dem Pfropfstamm und seinem Reis, dem Kopfstück, das an ihrer Spitze ansitzt. Auf diesem Wege kann Austausch und Wanderung des Zellenmaterials von dem einen zum anderen Individuum stattfinden. Daß dies wirklich der Fall ist, sieht man an der dunkleren Färbung, die auch noch ein Stück weit nach oben

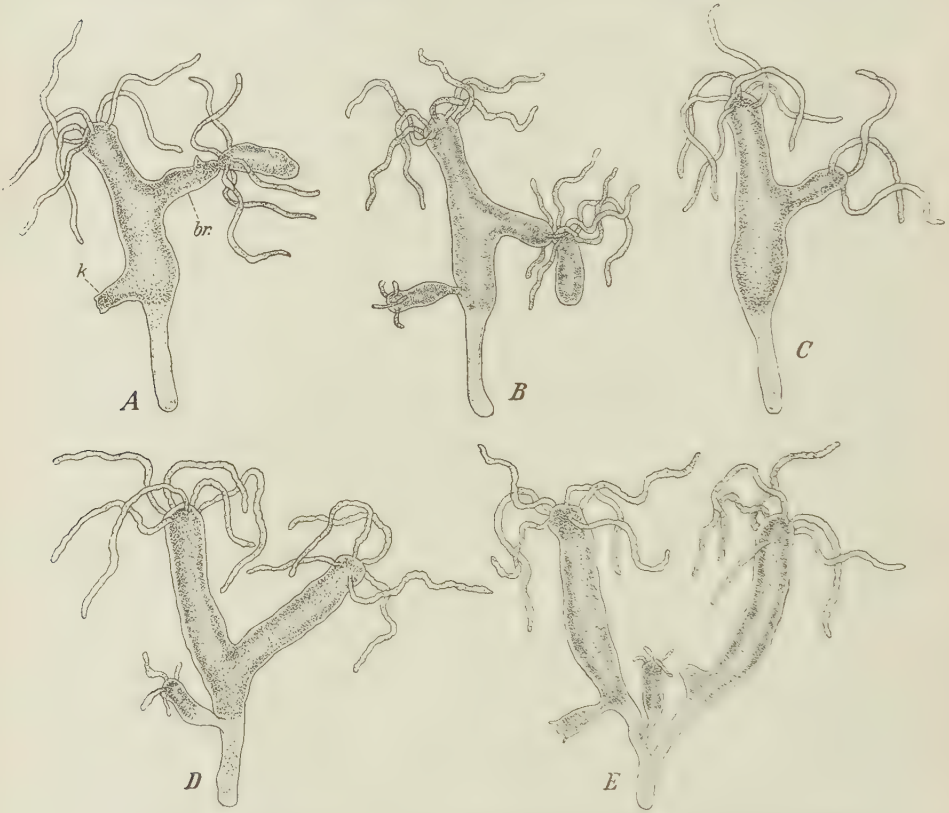

Abb. 4. *Pelmatohydra oligactis*. *A—C* Durch seitliche Transplantation eines inversen Kopfstückes in Körpermitte wird ein seitlicher Kopf erzeugt. *D—E* Regulation der doppelköpfigen *Hydra*. *br* Gewebebrücke; *k* Knospe.

und unten an den Seiten des Hauptkomponenten zu verfolgen ist und den Weg des Zellenmaterials angibt, das zur Bildung und Weiterentwicklung der knospenartigen Vorwölbung Verwendung findet. Man könnte die vom Pfropfstamm erzeugte Neubildung als einen „Vegetationspunkt" bezeichnen, der aus den sich anhäufenden indifferenten Bildungskomplexen, unter dem Einfluß der höheren Organisation, wie wir gleich sehen werden, neue bestimmte Formen schafft. Dieser Vegetationspunkt stört aber keineswegs den in der Knospungszone sich befindenden vegetativen

Bildungsherd. Abb. 4 *A* zeigt, daß sich gleichzeitig eine Knospe entwickelt. Ja, man könnte sogar annehmen, daß durch die Transplantation und die damit verbundene lebhaftere Bewegung und Strömung des Zellenmaterials die Knospung geradezu angeregt wird. Kehren wir nun zu unserem Versuch zurück! Es zeigen sich bald an der Vorwölbung die ersten Tentakelknospen, die sich zu drei vollkommenen Tentakeln auswachsen. Auch eine Proboscis ist inzwischen entstanden. Noch hängt das Pfropfreis mit der allmählich das Aussehen eines *Hydra*-Kopfes erhaltenden Neubildung zusammen (Abb. 4 *B*). Wie Abb. 4 *B* weiter zeigt, ist aber die Verbindungsfläche zwischen beiden Individuen so klein, daß bei der Aktivität des Pfropfreises, welches sich oft in der dem Hauptstamm gerade entgegengesetzten Richtung fortbewegt, sehr bald eine Trennung infolge Durchreißens an dieser Stelle stattfindet. Das abgelöste Kopfstück regeneriert auf dem Wege der Knospenbildung einen Stiel und eine Fußscheibe. Der Hauptstamm mit der Neubildung ist zu einer doppelköpfigen *Hydra* geworden (Abb. 4 *C*), die zwei unsymmetrische Köpfe besitzt, was sowohl in der Länge der Köpfe, als auch in der Zahl ihrer Tentakel zum Ausdruck kommt. Aber bald beginnt der neue Kopf zu wachsen und, noch weiter zwei Tentakel anlegend, erreicht er sehr schnell die Länge und das Aussehen des mit ihm in Verbindung stehenden Kopfes des Hauptkomponenten (Abb. 4 *D*). Mit diesem Wachstumsprozeß geht ein Trennungsvorgang Hand in Hand, der schließlich aus einer doppelköpfigen *Hydra* zwei vollkommen ausgebildete Polypen entstehen läßt. Sobald nämlich das Tier zur Knospenbildung übergegangen war, die leicht durch regelmäßiges Füttern erzielt werden konnte, wurde der Gabelungspunkt der beiden Köpfe allmählich immer weiter nach dem aboralen Ende zu verlegt. Die in Abb. 4 *D* etwa bis zur Hälfte gespaltene *Hydra* zeigt in Abb. 4 *E*, daß die Trennung bis auf den Stiel übergegangen war. Der letzte Trennungsschritt der beiden Individuen erfolgte bei diesem und ähnlichen Versuchen nicht infolge Durchreißens der Fußdrüse (Tripp 1928), sondern nach Durchteilung derselben — und erst dann, wenn beide Tiere eine vollkommen ausgebildete Fußdrüse besaßen.

Es ist bekannt, daß das durch Knospung in Anspruch genommene Gewebe sich in Stielgewebe verwandelt (R. Hertwig 1906, Tripp), was schon äußerlich an der helleren Färbung deutlich zu erkennen ist. Man könnte nun glauben, die Länge des Stieles würde bei intensiver Knospenbildung ins Unermeßliche gehen. Das ist aber nicht der Fall, da das Stielgewebe in anderer Weise beansprucht wird. Der stete Verbrauch von Fußdrüsenzellen bewirkt nämlich eine große Abnutzung derselben, die eine dauernde Erneuerung notwendig macht. Nach Tripp geschieht diese durch die fortwährende Umwandlung der Stielepithelzellen in Fußdrüsenzellen. Während also durch den Prozeß der Knospung stets neues Stiel-

gewebe hinzukommt, wird es durch den zuletzt beschriebenen Vorgang verbraucht und dadurch die Länge des Stieles reguliert. Auf dieser Art der Stielbildung, also Umwandlung von Magen- in Stielgewebe, die sich auch, allerdings in bedeutend geringerem Maße, vollzieht, wenn keine Knospenbildung stattfindet, und auf dem für *Pelmatohydra* charakteristischen „Spitzenwachstum" beruht der Spaltungsprozeß der *Hydra*. Der Ausdruck Spitzenwachstum ist von Goetsch geprägt worden, der darunter das Vordringen der Interstitialzellen vom distalen zum proximalen Pol versteht. Es sei noch kurz erwähnt, daß alle Versuche, die in dieser Weise ausgeführt wurden und bei denen ich die seitliche Schnittstelle des Pfropfstammes variierte, d. h. sie in die verschiedensten Körperregionen der *Hydra* verlegte, die gleichen Resultate zeigten. In den meisten Fällen bildete sich ein neues Köpfchen, zum wenigsten aber eine Gewebebrücke, die mit dem aufgepfropften Kopfstück verwachsen war.

Eine Erklärung für diese Art der Doppelbildung glaubt man zunächst in der naheliegenden Tatsache gefunden zu haben, daß bei seitlicher Verletzung des Körperstammes einer *Hydra* in der Nähe der Proboscis sehr häufig ein Kopf regeneriert wird. Demnach hätten wir es hier mit einer mechanischen Induktion zu tun. Aber diese Erklärung ist sofort hinfällig, wenn man bedenkt, daß die Entstehung eines seitlichen Kopfes auch in der Stielregion erzielt werden kann, wie dies im nächsten Versuch beschrieben werden soll. Ferner konnte am aboralen Pol durch denselben Akt der Transplantation eines inversen Kopfstückes eine gleiche Bildung hervorgerufen werden, wie wir das im vorhergehenden Abschnitt gesehen haben.

Einer *Pelmatohydra* wurde der Kopf abgeschnitten und seitlich in die Stielregion unterhalb der Knospungszone einer anderen *Hydra* derselben Gattung transplantiert (Abb. 5 *A*). Das Kopfstück wurde absichtlich etwas kleiner genommen als im vorigen Falle, um zu sehen, ob dieselbe Induktionswirkung von ihm ausging. Aber wie wir noch sehen werden, ist die Größe des Pfropfreises ganz gleichgültig für die Induktion von Neubildungen am Pfropfstamm.

Durch Verlagerung von Gewebemassen kam das kleine Kopfstück ungefähr parallel zur Längsachse des Hauptkomponenten zu liegen (Abb. 5 *B*). Gleichzeitig erkennt man, wie der Pfropfstamm begann, ähnlich wie im vorhergehenden Versuch, eine Gewebebrücke zu bilden, an deren Spitze das Kopfstück ansaß und so beim weiteren Wachstum der Brücke mit vorgeschoben wurde. Drei der sechs Tentakel, die ursprünglich am oralen Pol des Pfropfreises vorhanden waren, wurden allmählich an das dem oralen antipolare Ende des Kopfstückes verlagert (Abb. 5 *C*). Hier bildete sich ein zweites Köpfchen (Abb. 5 *D*). Jeder Kopf besaß anfangs drei Tentakel, zu denen bald noch mehrere hinzugebildet wurden (Abb. 5 *E*). Die Neubildung hatte sich also, da sie mit

dem Pfropfreis vereinigt blieb, in eine doppelköpfige *Hydra* verwandelt, die schnell wuchs; denn jeder der beiden Köpfe war fähig, Nahrung aufzunehmen. Außerdem wurde vom Stielgewebe des Hauptkomponenten aus Zellenmaterial in die Neubildung verlagert (Abb. 5 *E*), welche allmählich zum aboralen Ende des Pfropfstammes wanderte und nachdem sie hier eine Fußdrüse gebildet hatte, sich von diesem trennte.

Um eine Deutung dieser Versuche geben zu können, muß noch einmal auf die im vorhergehenden Abschnitt beschriebene Kopfbildung am aboralen Ende eines Polypen, also auf die Bildung polarer Heteromorphosen hingewiesen werden. Es handelt sich hier nämlich um dieselbe Erscheinung, um die Entstehung eines Kopfes an einer Stelle, wo man

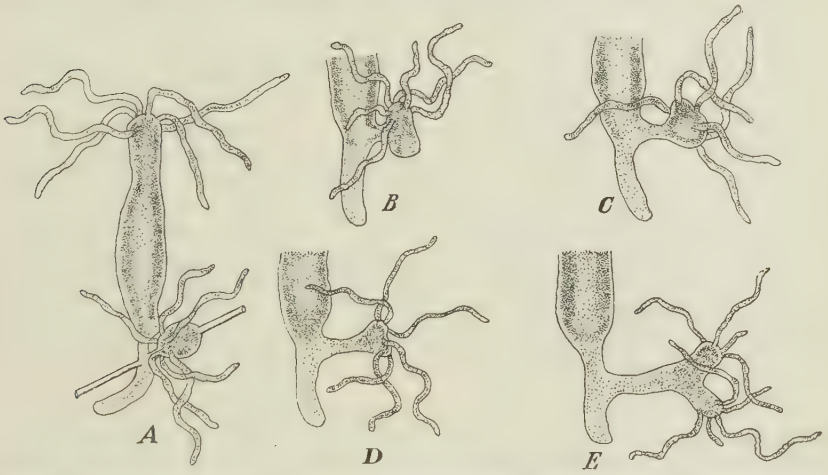

Abb. 5. *Pelmatohydra oligactis*. *A* Seitliche Transplantation eines inversen Kopfstückes in der Stielregion. *B*–*D* Entstehung eines seitlichen Köpfchens am Transplantationsort. Der neugebildete Kopf bleibt mit dem Pfropfreis vereinigt. *E* Regulation dieser Doppelkopfbildung.

ihn nicht erwartet, und das ist lediglich zurückzuführen auf die Anwesenheit, d. h. die direkte Berührung einer unverletzten Mundscheibe mit einer Wundstelle. Mit diesen beiden Experimenten ist wieder ein Beweis dafür erbracht, daß durch ein organisiertes Gewebe weniger oder nicht organisiertes Zellenmaterial veranlaßt werden kann, selbst eine höhere Organisation anzunehmen.

Streng genommen haben wir im letzten Fall eine Mehrfachbildung vor uns: Eine dreiköpfige *Hydra*, die ihre Entstehung nur dem Umstand verdankt, daß das transplantierte Kopfstück mit der „Gewebebrücke" fest verwuchs und so eine Doppelkopfbildung darstellte. Die Trennung derselben konnte deshalb erst auf dem Umwege der Längsteilung erfolgen. Worin der Grund für die anfängliche Verwachsung und erst später einsetzende Trennung liegt, läßt sich schwer sagen. Vielleicht ist er in

der Kleinheit des Pfropfreises bzw. in den eigenartigen Verschiebungs- und Wachstumsvorgängen seines Zellenmaterials zu suchen.

Wie schon erwähnt, wurden diese Versuche in der mannigfaltigsten Weise, nicht nur bei *Pelmatohydra*, sondern auch bei den zur Verfügung stehenden anderen *Hydra*-Arten (*Hydra vulgaris*, *Hydra attenuata* und *Chlorohydra*) ausgeführt. Allerdings muß gesagt werden, daß die Regeneration und Bildung einer Gewebebrücke oder eines Kopfes bei den einzelnen Arten, je nach der Regenerationsgeschwindigkeit der betreffenden Spezies, verschieden schnell erfolgte.

Zur Frage der spontanen Längsteilung.

Die Beobachtung experimentell erzeugter doppelköpfiger Hydren und der sich daran anschließenden Spaltungsvorgänge veranlaßte mich zu der viel umstrittenen Frage der spontanen Längsteilung Stellung zu nehmen.

Trembley (1744), Koelitz (1910), Leiber (1909) und Müller (1913) sind der Meinung, daß die spontane Längsteilung ein natürlicher Prozeß der Fortpflanzung bei Hydren ist, der, wenn auch nicht häufig, so doch hin und wieder in der Natur auftritt. Koch (1912) und Grosz (1925) dagegen glauben, die Entstehung doppelköpfiger Hydren sei auf Mißbildung, Alterserscheinungen, Depressionszustände usw. zurückzuführen. Wie schon früher erwähnt, konnte bei den künstlich erzeugten doppelköpfigen Polypen eine Trennung, d. h. Längsteilung hervorgerufen werden. Man mußte nur dafür Sorge tragen, daß die Tiere in günstige Lebensbedingungen kamen. Dann setzte eine starke Knospentätigkeit ein. Diese und der damit im Zusammenhang stehende größere Stoffwechsel und das schnellere Wachstum bewirkten schließlich eine Längsspaltung der doppelköpfigen Individuen.

Nun fand ich in meinen Kulturen ein Tier, das etwas unterhalb des Tentakelkranzes eine kleine Vorwölbung zeigte, die der ersten Anlage einer Knospe ziemlich ähnlich sah und zwei verhältnismäßig lange Tentakel aufwies. Dieses knospenartige Gebilde entwickelte sich in den nächsten Tagen zu einem regelrechten Köpfchen, das noch zwei weitere Tentakel bekam und sich wie ein normaler Kopf verhielt. Damit war ein doppelköpfiges Tier entstanden. Da das zweite Köpfchen noch an Länge zunahm, hatte man eine ungefähr symmetrische Doppelkopfbildung vor sich. Längere Zeit wurde nun bei diesem Tier die Fütterung unterlassen. Das hatte nicht nur ein deutliches Abnehmen der Proboscis, das Auftreten von Gabelungen der Tentakel zur Folge, sondern auch ein Näherrücken der beiden Köpfe, die sich sehr wahrscheinlich miteinander vereinigt hätten, wenn weiterhin nicht gefüttert worden wäre. Aber nun begann ich wieder mit der Fütterung. Es ließ sich auch in diesem Fall leicht feststellen, daß eine allmähliche Teilung stattfand, nachdem eine intensive Knospentätigkeit vorausgegangen war. Diese Erscheinung läßt außer Zweifel, daß die Längsteilung keine spontane ist. Bei dieser sollen bekanntlich aus der alten Mundscheibe durch Aufspaltung zunächst zwei Köpfe entstehen. Die weitere Teilung schreitet dann zum basalen Ende fort. Bei meinem eben geschilderten und einem genau so verlaufenen zweiten Versuch bildete sich unabhängig von der alten Mundscheibe seitlich ein zweites Köpfchen. Erst dann setzte der Prozeß der Längsspaltung ein. Es wäre immerhin möglich, daß andere Beobachter eine auf oben beschriebene Weise entstandene Doppelkopfbildung vor sich hatten, die sie irrtümlich für ein Stadium der spontanen Längsteilung hielten.

In der Natur kann Doppelkopfbildung unter Einwirkung äußerer Faktoren hervorgerufen werden. Infolge seitlicher Verletzung des Körpers einer *Hydra* in der Nähe der Proboscis erfolgt oft die Bildung eines zweiten Köpfchens. Manchmal wird ferner durch Anheften der Mundscheibe an einer Unterlage, oder durch Aufnahme eines zu großen Tieres Spaltung der Mundscheibe verursacht und damit eine spontane Längsteilung vorgetäuscht. Man muß also bei der Beurteilung von Doppelkopfbildungen sehr vorsichtig sein.

Doppelköpfige Hydren, die infolge von Alterserscheinungen auftreten sollen (Grosz 1925), habe ich nicht gefunden, zweifle aber keineswegs bei dem bildungs- und umwandlungsfähigen *Hydra*-Körper an dieser Möglichkeit, zumal mir, was ebenfalls Grosz beschreibt, ein Tier auffiel, das nach überstandener Depression zwei Köpfe hatte.

Einen anderen Fall von Entstehung eines doppelköpfigen Polypen beobachtete ich bei der Bildung von doppelköpfigen Knospen (Grosz). Auch diese Erscheinung wird man nicht für spontane Längsteilung halten. Eine sehr stark

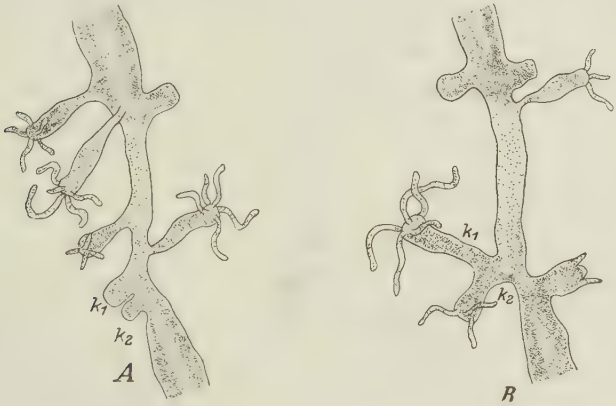

Abb. 6. *Pelmatohydra oligactis*. *A* und *B* Anlage zweier Knospen dicht nebeneinander, die zu einer doppelköpfigen *Hydra* auswachsen. k_1 ältere; k_2 jüngere Knospe.

knospende *Pelmatohydra oligactis* legte ganz entgegen der gesetzmäßigen Knospenfolge zwei Knospen dicht nebeneinander an derselben Seite an (Abb. 6 *A*). Normalerweise hat jede Knospe ihren eigenen Vegetationspunkt. In diesem Fall aber vereinigte sich der Bildungsherd der Knospen k_1 und k_2 und da sich, infolge mangelnden Raumes nicht jede Knospe getrennt entwickeln konnte, wurden die Knospen auf gemeinsamer Basis hochgehoben. Sie waren infolgedessen in ihrem unteren Teile miteinander verwachsen (Abb. 6 *B*). Als doppelköpfige Knospen lösten sie sich vom Muttertier und trennten sich auf die schon mehrfach angegebene Weise. Ich hatte das Glück, diese Erscheinungen der doppelköpfigen Knospen noch mehrere Male bei sehr reich mit Knospen bedeckten Tieren auftreten zu sehen. Auch diese Stadien mögen von früheren Beobachtern gefunden und für spontane Längsteilung gehalten worden sein. Beobachtungen von Längsteilungen, die für spontane Längsteilung sprachen, konnte ich trotz eifrigen Bemühens und zahlreich angelegter Kulturen bisher nicht machen.

3. Experimentell erzeugte Knospenbildung.

Die Transplantation der Kopfstücke in der Knospungszone, die schon erwähnt wurde, geschah in derselben Weise wie die übrigen, bereits be-

schriebenen seitlichen Transplantationen. Es ist bekannt, daß die Knospen in einer bestimmten Region entstehen, die man bei *Pelmatohydra* ziemlich genau festlegen kann, nämlich an der Grenze von Magen und Stiel. Bei Beginn der Knospentätigkeit wird wenigstens hier die erste Knospe angelegt, die weiteren folgen dann in gesetzmäßiger Anordnung (R. Hertwig 1906). Zu den ersten Pfropfungsversuchen dieser Art wurde *Pelmatohydra oligactis* verwendet, und es gelang mehrere Male mit ziemlicher Genauigkeit, die Knospungszone zu treffen. Die Versuche führten zu interessanten Ergebnissen.

a) Vollkommene Knospenbildung.

Eine *Pelmatohydra*, mittelgroß, die keinerlei Anzeichen einer bald beginnenden Knospenbildung besaß, wurde seitlich an der Grenze von Magen und Stiel verletzt und der Kopf einer anderen *Pelmatohydra* invers mit dieser Wunde zur Verheilung gebracht. Nach Verwachsung trat, wie in allen Fällen, eine Verlagerung des Kopfstückes ein. Wieder mußte das für das Pfropfreis charakteristische Verhalten festgestellt

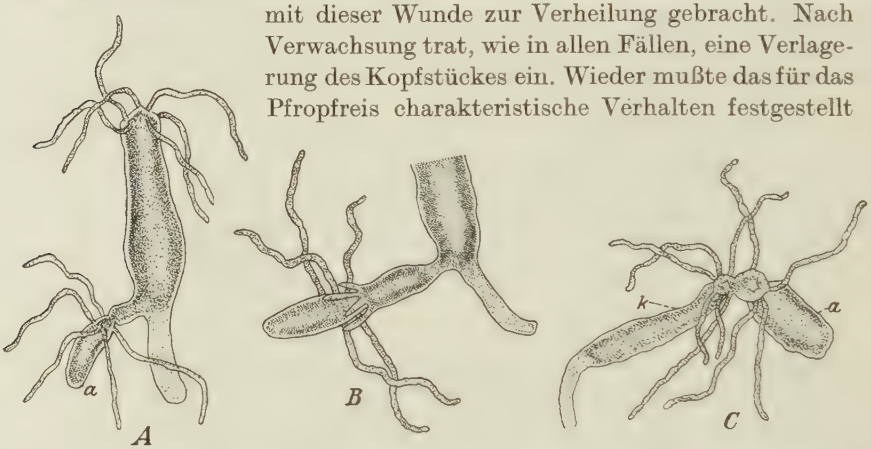

Abb. 7. *Pelmatohydra oligactis*. *A* und *B* Durch seitliche Pfropfung eines inversen Kopfstückes erzeugte vollkommene Knospe. *C* Die neugebildete Knospe hat sich von dem Pfropfstamm gelöst, ist aber noch mit dem Pfropfreis vereinigt. *a* Pfropfreis; *k* Knospe.

werden. Es behielt seine Selbständigkeit, die sich nicht nur darin äußerte, daß es von dem Pfropfstamm vollkommen unabhängige Bewegungen ausführte, sondern auch mit seinen Tentakeln Daphnien fing, sie tötete und verzehrte. Bereits nach 2 Tagen war an der seitlichen Schnittstelle eine Vorwölbung zu bemerken (Abb. 7 *A*), die der in früheren Versuchen beschriebenen glich und wie diese auch eine Verbindung zwischen dem Hauptstamm und dem Kopfstück *a* darstellte. Aber während sonst bei Knospenbildung in einem Zeitraum von 2 Tagen sich meistens die ersten beiden Tentakel angelegt haben, war bei diesem Versuch in den ersten 6 Tagen nichts von Tentakeln zu sehen. Wohl hatte die Gewebeverbindung sehr schnell an Länge zugenommen. Erst nach einer Woche erschienen entgegen der gesetzmäßigen Bildung vier Tentakel gleichzeitig

(Abb. 7 *B*). Zur selben Zeit hatte sich eine scharfe Trennung zwischen Stiel und Magen, wie sie bei *Pelmatohydra*-Knospen ja schon am Muttertier zu erkennen ist, vollzogen. Somit war also diese durch die Transplantation eines inversen Kopfstückes hervorgerufene Bildung eine regelrechte Knospe geworden, die sich bald von dem Pfropfstamm loslöste. Das Kopfstück selbst war noch mit der neugebildeten Knospe in Verbindung, als ihre Trennung von dem Hauptkomponenten erfolgte. Inzwischen waren noch zwei weitere Tentakel entstanden, so daß die Knospe nun die Normalzahl von sechs Tentakeln erreicht hatte. Abb. 7 *C* zeigt die vereinigten Komponenten — neugebildete Knospe und Kopfstück — von oben gesehen. Es ist zu erkennen, daß die beiden Individuen nur noch an einer Seite des Hypostomrandes verwachsen sind, wo infolge Durchreißens die Trennung der Tiere sehr bald stattfand. Das Kopfstück schritt, nachdem es infolge Nahrungsaufnahme eine beträchtliche Größe erreicht hatte, zur Knospenbildung, wodurch sich das in Anspruch genommene Magengewebe in Stielgewebe umdifferenzierte, wie wir bereits wissen, so daß sich auch hier aus dem transplantierten Kopfstück eine normale *Hydra* bildete. Sehr häufig ging es leider infolge Depression zugrunde, ohne überhaupt zur Knospenbildung geschritten zu sein.

b) Unvollkommene Knospenbildung.

Während sich bei dieser Versuchsreihe vollkommen lebensfähige Tiere bildeten, die an demselben Orte entstanden waren wie normale Knospen, konnte auch an anderer Stelle künstliche Knospenbildung erzeugt werden. Dies geschah ebenfalls durch Pfropfung inverser Kopfstücke in die Nähe der Knospungszone. Im ersteren Falle sind wir berechtigt, von vollkommener Knospenbildung zu sprechen, da die induzierten Neubildungen sich weder in ihrem Aussehen noch in ihrem Verhalten von den normalen Knospen unterschieden. Im letzteren Falle dagegen besaßen die Knospen zwar auch die Fähigkeit, sich von dem Pfropfstamm zu lösen, es fehlte ihnen aber infolge mangelhafter Ausbildung der Proboscis (Fehlen der Mundöffnung, oder Bildung nur eines Tentakels) die Möglichkeit der Nahrungsaufnahme und damit die des selbständigen Lebens. Sie blieben deshalb mit dem Pfropfreis vereinigt. Im übrigen hatten die unvollkommenen Knospen einen gut ausgebildeten Stiel (bei *Pelmatohydra*) mit funktionierender Fußdrüse, außerdem deutliches Ecto- und Entoderm. Sie brauchten ferner bis zu ihrer Ablösung weniger Zeit als die normal entwickelten; die meisten hatten sich innerhalb von 2 Tagen vom Muttertier getrennt.

Einige Beispiele, die diese Art der Knospenbildung näher charakterisieren, mögen folgen:

Ich schnitt einem Polypen (*Pelmatohydra*) das aborale Ende bis dicht oberhalb der Knospungszone ab und brachte ein umgekehrtes Kopfstück

in Richtung der Längsachse des Körpers mit dem aboralen Pol dieses ersteren Komponenten zur Verwachsung (Abb. 8 *A*). An der dunkleren Färbung, die vor allem das distale Ende des Hauptstammes *b* auszeichnete, also jene Stelle der Vereinigung der beiden Teilstücke, sieht man, daß dies der Ort sich abspielender, regenerativer Prozesse ist. Tatsächlich entwickelte sich hier in den nächsten 3 Tagen eine Knospe mit drei

Abb. 8. *Pelmatohydra oligactis*. *A* und *B* Durch Transplantation eines inversen Kopfstückes am aboralen Pol induzierte unvollkommene Knospe. *C* Loslösung der mit dem Kopfstück vereinigten Knospe vom Hauptkomponenten. *D* Regulation der Knospe und des Kopfstückes. *a* Kopfstück; *k* Knospe.

kleinen Tentakeln (Abb. 8 *B*), die sich loslöste und mit dem Kopfstück eine feste Vereinigung bildete. Eine Trennung dieser beiden Individuen fand im weiteren Verlaufe der nun einsetzenden Regulationserscheinungen nicht statt. Die drei Tentakel wurden resorbiert; dafür aber war das Kopfstück imstande, noch mehrere Tentakel zu bilden (Abb. 8 *C*). Ein Mund fehlte an der Knospe. Die Ernährung geschah durch das Kopfstück, und zwar wurden auf dem Wege der zwischen beiden Teilstücken bestehenden Kommunikation entweder vom Kopfstück aufgenommene Beutetiere in den Magen der Knospe transportiert, oder aber, es erfolgte

auf demselben Wege Verlagerung und Wanderung von Zellteilchen. Jedenfalls konnte eine deutliche Längenzunahme konstatiert werden. Nun setzte Knospenbildung der beiden Enden des sich in Verschmelzung befindenden Polypen ein. Durch diesen Vorgang der Knospung wird nicht nur die Längsteilung von Hydren, sondern auch die Verschmelzung doppelfüßiger Tiere veranlaßt (Tripp), und zwar geht die Vereinigung der Komponenten um so schneller vor sich, je intensiver die Knospenbildung ist. Abb. 8 *D* zeigt, wie die beiden Individuen schon bis in die Magengegend miteinander verschmolzen sind. Das Kopfstück ist gerade im Begriff, die erste Knospe abzulösen. Durch Bildung weiterer Knospen erlangte es bald den ihm noch fehlenden Stiel, nachdem es vorher infolge schnellen Wachstums einen Magen gebildet hatte. Das Endergebnis dieser Regulation war eine vollständig normal gestaltete *Hydra*, die dann noch auf dem Wege der Tentakelverschmelzung die Normalzahl von sechs Tentakeln erhielt.

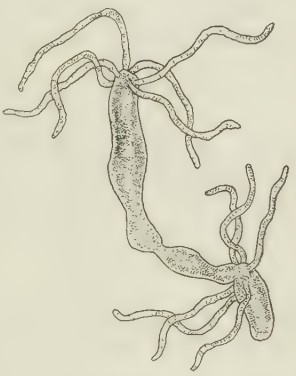

Abb. 9. *Pelmatohydra oligactis*. Bildung einer unvollkommenen Knospe am aboralen Pol nach Transplantation eines inversen Kopfstückes.

Ein weiterer Versuch dieser Art — Abbild. 9 gibt ein schon fortgeschrittenes Stadium an — führte zu ganz dem gleichen Resultat. Wieder wurde ein inverses Kopfstück in derselben Weise transplantiert wie im vorhergehenden Versuch. Eine Knospe entwickelte sich, allerdings besaß sie überhaupt keine Tentakel; vielmehr machte sie ganz den Eindruck einer regelrechten Gewebebrücke, die zwischen den beiden Komponenten eine Verbindung herstellte. Als sie sich von dem Hauptkomponenten trennte, besaß sie einen deutlich ausgeprägten Stiel, an dessen aboralem Ende sich eine Fußdrüse entwickelt hatte. Bei ihrer Trennung war sie mit dem Pfropfreis vereinigt und sie blieb es auch während der Regulation, die nun einsetzte. Diese verlief genau in derselben Weise, wie im vorigen Versuch angegeben wurde. Ich brauche daher die Darstellung derselben im einzelnen nicht zu wiederholen und nur auf Abb. 8 *D* hinzuweisen.

Ein drittes Experiment dieser Art soll zeigen, daß die Regulation sich auch etwas anders gestalten kann. Es handelt sich in diesem Falle um eine *Hydra attenuata*. Die Versuchsanordnung ist dieselbe und der weitere Verlauf ebenfalls bis zu dem Augenblick, in dem sich die entstandene Knospe, mit zwei Tentakeln ausgestattet, von dem Hauptkomponenten getrennt hat. Dann aber setzt eine sehr schnell erfolgende Resorption, nicht nur der beiden Tentakel, sondern der ganzen Knospe ein, wie Abb. 10 *A* und *B* zeigt. Obwohl die unvollkommene Knospe im Stadium ihrer Loslösung den Eindruck einer normal ausgebildeten *Hydra* machte

(sie besaß außer den beiden Tentakeln eine mit Sekretzellen ausgestattete Fußdrüse), war sie wegen Fehlens einer Proboscis nicht fähig, ein eigenes selbständiges Leben zu führen und ihren individuellen Charakter zu bewahren. Deshalb ging sie unter in der stärkeren, höher differenzierten Zellenmasse des Kopfstückes, das bald eine Fußscheibe ergänzte und so einen vollständigen Polypen darstellte.

Um jede Unklarheit zu beseitigen, muß betont werden, daß diese Bildungen von vollkommenen und unvollkommenen Knospen sowohl bei Fütterung wie Nichtfütterung der Tiere erzeugt werden konnten. Aus diesem Grunde erscheint es als berechtigt, anzunehmen, daß erst durch die Transplantation des inversen Kopfstückes die Knospung bei diesen Versuchstieren angeregt worden ist, zumal, wie am Anfang des Kapitels ausdrücklich gesagt wurde, die Tiere keinerlei Anzeichen einer bald beginnenden Knospenbildung besaßen. Nach Ablösung der auf „regenerativem Wege" entstandenen Knospen entwickeln sich keine neuen Knospen mehr, wenn nicht gefüttert wird, eine weitere Bestätigung der in obigen Versuchen festgestellten Tatsache experimentell erzeugter Knospenbildung.

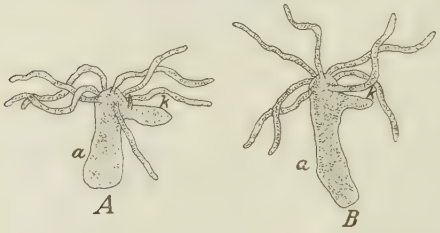

Abb. 10. *Hydra attenuata*. *A* und *B* Resorption einer unvollkommenen Knospe. *a* Kopfstück; *k* Knospe.

Ziehen wir zum Vergleich dieser Vorgänge die im vorigen Abschnitt behandelte Entstehung von seitlichen Köpfen heran, so läßt sich leicht große Ähnlichkeit beider Prozesse nachweisen. In beiden Fällen wurden Neubildungen induziert, die sich in den Anfangsstadien weder morphologisch, noch funktionell unterschieden. Die spätere Ausgestaltung zeigt allerdings einige Verschiedenheiten, die aber nur auf die Verschiedenheit des Transplantationsortes zurückzuführen sind. Denn die Knospungszone ist eine Region größter Aktivität der Wachstums- und Teilungsvorgänge. Darum ist sie auch in der Lage, eine durch Pfropfung eines Organisationszentrums induzierte Neubildung vollkommen auszubilden und sie als vollständigen Polypen (wie eine normal entwickelte Knospe) abzuwerfen. Dagegen wird in den anderen Versuchen (bei seitlichen Transplantationen ober- und unterhalb der Knospungszone) nur ein Teil einer *Hydra* ausgebildet und eine Vervollständigung auf dem Wege der Regulation erreicht.

4. Unvollständige Regeneration.

Als vierter Punkt bleibt noch die Behandlung der unvollständigen Regeneration übrig. Diese Erscheinungen schließen sich ohne weiteres

an die im vorigen Abschnitt beschriebenen der unvollkommenen Knospung an, da beiden Versuchsreihen das Fehlen lebenswichtiger Organe gemeinsam ist, wodurch sie in mehr oder minder große Abhängigkeit von dem mit ihnen vereinigten Komponenten gelangen. Der Unterschied zwischen diesen beiden Gruppen besteht einzig und allein darin, daß in dem einen Fall es sich noch um Knospen handelt, die vom Hauptkomponenten sich loszulösen imstande sind, während dies den unvollständigen Regeneraten nicht möglich ist. Sehen wir uns die hierfür in Frage kommenden Beispiele an!

Einer *Hydra attenuata* wurde der Kopf abgeschnitten und invers auf das orale Ende eines hinteren Teilstückes einer anderen *Hydra attenuata* aufgepfropft (Abb. 11 *A*). Dieser Versuch wurde also in derselben Weise ausgeführt, wie dies ganz zu Anfang der Erörterung von Versuch 1 beschrieben worden ist. Man sollte erwarten, daß hier, wie in Versuch 1

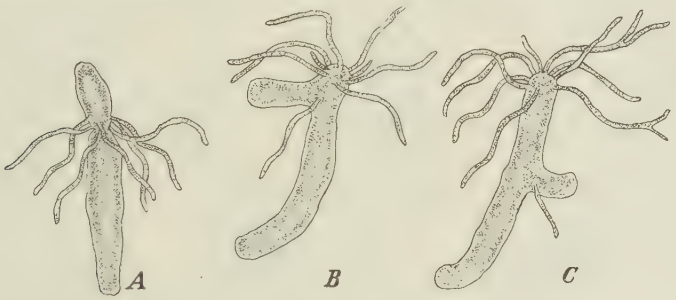

Abb. 11. *Hydra attenuata*. *A* und *B* Unvollständige Regeneration am oralen Pol nach Transplantation eines inversen Kopfstückes. *C* Regulation der Tentakel und Resorption des Pfropfreises.

am oralen Pol ein neuer Kopf regenerieren würde. Das traf aber nicht ein. Wohl fand eine Verlagerung des Kopfstückes statt. Es richtete sich auf und stellte sich an die Spitze des größeren Komponenten (Abb. 11 *B*). Hier bildeten sich neue Tentakel, während ein alter Tentakel des Kopfstückes an der chemaligen Verwachsungsstelle der beiden Komponenten zurückblieb und so gleichsam eine Marke darstellte, an der die Längenzunahme des größeren Teilstückes gemessen werden konnte (Abb. 11 *C*). Er war noch lange zu sehen und saß an dem restlichen Teil des Pfropfreises an. Bemerkenswert bei diesem Experiment ist die Tatsache, daß infolge innerer oder äußerer hemmender Faktoren eine Regeneration am oralen Ende des Hauptkomponenten nicht eintrat. Wohl bildeten sich zahlreiche neue Tentakel, deren Entstehung ich aber nicht auf besonders gute Ernährung (Tripp) zurückführen möchte, sondern auf den Einfluß, den die Organisationszentren des Hypostoms auf den mit ihr in Berührung kommenden Komponenten ausüben. Nach und nach fand eine Resorption nicht nur des alten Tentakels, sondern auch des restlichen Kopfstückes statt, so daß schließlich, dank der großen Plastizität und Bil-

dungsfähigkeit des *Hydra*-Körpers aus der Vereinigung der beiden Komponenten ein vollkommener Polyp resultierte. Die Überproduktion der Tentakel ging infolge Verschmelzens derselben zurück. Abb. 11 *C* zeigt mehrere Tentakel in Verschmelzung. Auf die Einzelheiten des Verschmelzungsprozesses soll am Ende dieses Kapitels eingegangen werden.

Eine seitliche Transplantation in der Stielregion läßt erkennen, daß ebenfalls infolge Fehlens einer Proboscis die Neubildung nicht in der Lage ist, selbständig zu leben, sondern mit dem stärkeren Komponenten vereinigt bleibt und mit ihm zu einer Einheit verwächst.

Ein *Pelmatohydra*-Kopfstück wurde in umgekehrter Richtung seitlich in die Stielregion einer anderen *Pelmatohydra* verpflanzt. Das Experi-

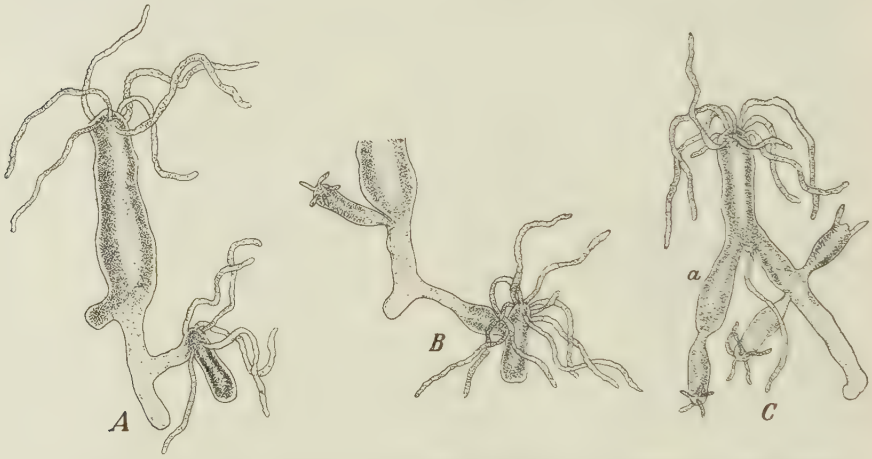

Abb. 12. *Pelmatohydra oligactis*. *A* und *B* Unvollständige Bildung nach seitlicher Transplantation eines inversen Kopfstückes in die Stielregion. *C* Regulation derselben nach Trennung vom Pfropfstamm.

ment verlief in den ersten Tagen nicht anders, wie wir es von allen seitlichen Transplantationen dieser Art kennen. Eine Gewebebrücke entstand, die von derselben Beschaffenheit und dem gleichen Aussehen war, wie das Stielgewebe (Abb. 12 *A*). Deshalb könnte man anzunehmen geneigt sein, daß das Stielgewebe des Pfropfstammes unter dem Einfluß der Berührung durch das Kopfstück neues Stielgewebe gebildet hat. Die außerordentlich schnelle Entwicklung dieser Gewebeverbindung aber läßt eine Wanderung und Verschiebung von Stielzellen vermuten und weniger eine direkte Neubildung. Immerhin sind die Vorgänge recht kompliziert, zumal nun auch eine Wanderung der Zellen von seiten des Kopfstückes einsetzt, was in Abb. 12 *A* deutlich zu erkennen ist. Die Gewebebrücke veränderte sich in den folgenden Tagen sehr stark. Sie, die aus Stielgewebe hervorgegangen war, bildete einen Magen. Die beiden verschiedenen Gewebe des Stieles und des Magens hoben sich deutlich von-

einander ab (Abb. 12 *B*). Auch Tentakel entstanden an der Neubildung, nur eine Mundöffnung wurde nicht gebildet. Die Tentakel wurden, da das transplantierte Kopfstück wuchs, von seinem Hypostomrande gleichsam mit fortgetragen, während ein alter Tentakel an der ursprünglichen Vereinigungsstelle zurückblieb und noch lange zu sehen war (Abb. 12 *C*), (siehe auch zum Vergleich Abb. 11 *C*). Gleichzeitig mit der weiteren Entwicklung fand eine Wanderung der „Brücke" am Stamm des Hauptpolypen gegen den aboralen Pol hin statt, um schließlich in der Gegend der Fußdrüse solange zu verharren bis sich eine zweite Fußdrüse entwickelt hatte. Eine geraume Zeit von einem Monat war dazu erforderlich. Erst dann erfolgte die Trennung der beiden Tiere. Das weitere Verhalten des Kopfstückes und der mit ihm vereinigten Neubildung, die bei der Trennung vom Hauptkomponenten schon ziemlich weit in ihrer Entwicklung fortgeschritten war, geschah so, wie in einem früheren Versuch beschrieben wurde. Die entsprechenden beiden Zeichnungen (Abb. 8 *D*

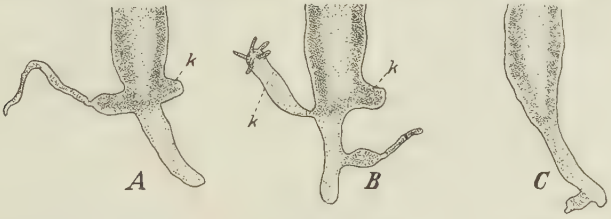

Abb. 13. *Pelmatohydra oligactis*. *A*—*C* Die durch seitliche Transplantation in der Nähe der Knospungszone induzierte unvollständige Bildung wird resorbiert. *k* Knospe.

und 12 *C*) zeigen fast die gleichen Zustände. Das Kopfstück bildete durch rege Knospentätigkeit einen Stiel, so daß eine doppelfüßige *Hydra* entstand, die allmählich durch spätere Verschmelzungsvorgänge zu einem normalen Polypen wurde.

Nun kämen wir zu einem dritten Experiment, welches ebenfalls mit einer unvollständigen Bildung endigte. Wieder wurde eine *Pelmatohydra* dazu verwendet, und zwar pflanzte ich ein inverses Kopfstück direkt oberhalb der Knospungszone in die Seite eines anderen Polypen derselben Art. Das Pfropfreis löste sich sehr frühzeitig von dem Hauptkomponenten los. Vorher hatte es jedoch ein knospenartiges Gebilde, das einen langen Tentakel besaß und mit dem Hauptkomponenten vereinigt war, induziert. Nach ungefähr 14 Tagen war es durch Herabgleiten an der *Pelmatohydra* in die Knospungszone gelangt (Abb. 13 *A*). Aber auch hier erhielt es keine vollständige Ausbildung, zeigte auch nicht die geringsten Tendenzen, sich von dem Pfropfstamm zu trennen. Eine Knospe entwickelte sich gleichzeitig an der gegenüber liegenden Seite des Polypen (Abb. 13 *A*), ganz unabhängig von dem Vorhandensein der Induktion, dann eine zweite und eine dritte Knospe. Durch die intensive Knospentätigkeit, wodurch, wie wir bereits wissen, Magen- in Stielgewebe ver-

wandelt wird, war die knospenartige Vorwölbung in die Stielregion gekommen und hob sich hier mit ihrem Tentakel und der dunkleren Färbung deutlich von dem helleren Gewebe des Stieles ab (Abb. 13 *B*). Der Tentakel, etwas kleiner geworden, aber noch gut zu erkennen, übte die Funktion eines richtigen Tentakels aus und tötete Beutetiere, die an ihm hängen blieben. In der Folgezeit, d. h. nach weiteren 14 Tagen, nachdem sich sieben Knospen gebildet hatten, war die Vorwölbung bis in die Nähe der Fußdrüse am Pfropfstamm herabgewandert, nicht ohne ihr Aussehen merklich zu verändern (Abb. 13 *C*). Der Tentakel war bis zu einem kleinen Knopf reduziert und die knospenartige Bildung selbst auch kleiner geworden. Sie fiel bald ab und ging zugrunde. Solange sie sich noch in der Knospungszone oder direkt unterhalb derselben befand, war leicht festzustellen, daß eine Ernährung von dem Polypen aus erfolgte, weshalb sie auch anfangs noch an Größe zunahm.

Ein letzter Versuch noch soll die Mannigfaltigkeit der unvollständigen Regeneration vor Augen führen. Eine *Hydra vulgaris* wird seitlich, ungefähr in Körpermitte angeschnitten und ein Kopfstück einer anderen *Hydra vulgaris* invers mit dieser Wunde zur Verheilung gebracht. Wie immer entstand auch hier sehr bald eine Gewebeverbindung (Abb. 14 *A*), die seitlich an der Proboscis des Kopfstückes festsaß. Zur Bildung eines Köpfchens, wie es in einem ähnlichen Versuch beobachtet wurde (S. 221f.), kam es nicht.

Vielmehr konnte eine bisher noch nicht gesehene, eigentümliche Beobachtung gemacht werden. Anstatt zur Fußdrüse hin, fand eine Wanderung des Kopfstückes zum oralen Pol statt. Abb. 14 *B* zeigt ein Stadium, das man fast für das einer doppelköpfigen *Hydra* halten könnte, nur der restliche Teil des transplantierten Kopfstückes läßt noch auf die ursprüngliche Entstehung dieses Phänomens schließen. Die beiden Köpfe rückten immer näher aneinander (Abb. 14 *C*). Der Rest des Kopfstückes wurde langsam von dem Hauptkomponenten resorbiert. Nun begann die Verschmelzung der beiden Köpfe, nachdem schon vorher die Überproduktion der Tentakel dadurch reguliert worden war, daß sich mehrere Male zwei Tentakel aneinander legten und sich so miteinander vereinigten. Abb. 14 *D* und *E* sollen den allmählichen Verschmelzungsprozeß veranschaulichen. Die beiden Abbildungen stellen die Mundscheibe von oben gesehen dar. In Abb. 14 *D* ist nur noch ein Mundkegel, aber mit zwei deutlich getrennten Mundöffnungen, vorhanden. Nachdem nun auch diese beiden sich zu einer einzigen vereinigt hatten (Abb. 14 *E*), setzte eine schrittweise Regulation der in doppelter Anzahl den Mundkegel umgebenden Tentakel ein, so daß von fünfzehn schließlich noch acht übrig blieben. Wie schon erwähnt, habe ich diesen Vorgang der Verschmelzung der beiden Köpfe, da es nur ein einziges Mal beobachtet wurde, als Ausnahme aufgefaßt, vor allem deswegen, weil sich das Kopfstück so voll-

kommen anders verhielt wie in allen übrigen Experimenten und dadurch seine Individualität aufgab, die in dem größeren Teilstück unterging. Vorher allerdings hatte es die Bildung einer Gewebebrücke induziert, die ähnlich den anderen Bildungen war, aber wieder in den Pfropfstamm, der sie erzeugt hatte, einbezogen wurde.

Blicken wir zusammenfassend auf die bisher angeführten Versuche zurück, so können wir übereinstimmend feststellen, daß die in der Mund-

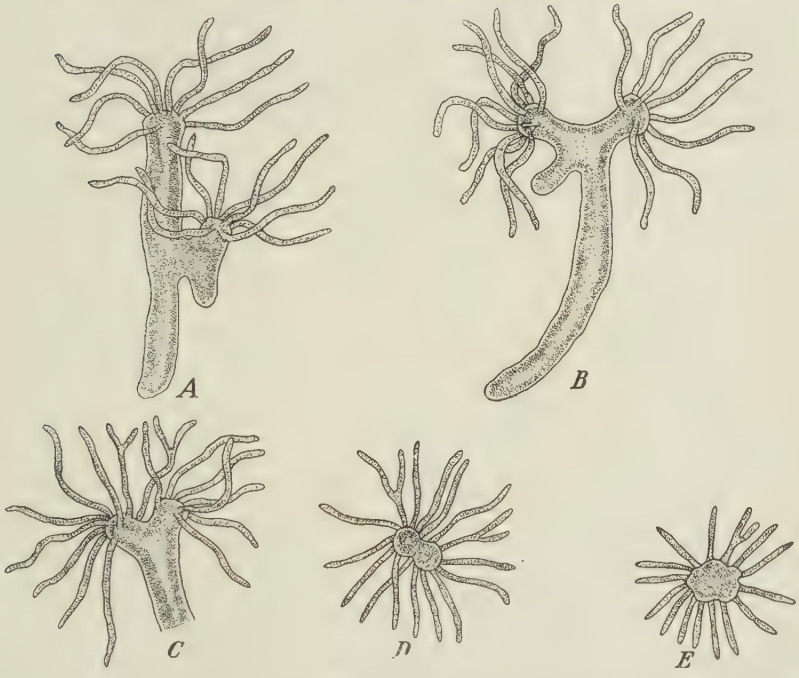

Abb. 14. *Hydra vulgaris*. *A* und *B* Das seitlich in Körpermitte transplantierte inverse Kopfstück bleibt mit dem Pfropfstamm vereinigt. *C* Regulation der Doppelkopfbildung. *D* und *E* Verschmelzung der Mundscheiben und Tentakel von oben gesehen.

scheibe vorhandenen Zellkomplexe als Organisationszentren angesehen werden können, die fähig sind, Köpfe oder kopfähnliche Bildungen an dem anderen Komponenten hervorzurufen. Die Weiterentwicklung dieser Bildungen allerdings gestaltet sich verschieden, so daß in dem einen Falle vollständig normale Individuen entstehen, während andererseits unvollkommene, nicht lebensfähige Organismen gebildet werden, die eine Resorption erfahren oder mit dem stärkeren Komponenten verschmelzen. Der Grund für die letztere mangelnde Ausgestaltung ist selbstverständlich nicht so ohne weiteres festzustellen, da bekanntlich schon bei Regenerationen soviel äußere und innere Hemmungen eintreten können.

Zur Frage der Tentakelverschmelzung.

Schon sehr oft mußte die Tentakelverschmelzung erwähnt werden, die bei Regulationen eine auffallende Erscheinung ist. Wenn durch Verwachsen zweier Köpfe oder durch Transplantation eine anormal große Zahl von Tentakeln gebildet worden ist, setzt eine Reduktion ein, die darin besteht, daß zwei, selten auch mehrere Tentakel miteinander verschmelzen. Dieser Vorgang ist scharf zu trennen von solchen Spalttentakeln, die durch Depressionszustände oder Mißbildungen verursacht worden sind. Im ersteren Fall glaube ich, daß, wie zahlreich angeführte Beispiele bestätigen, der Grund für diese Erscheinungen in dem Regulationsbestreben der *Hydra* zu suchen ist (Parke 1900, Koelitz 1911, Issayew 1926). Letzterer gibt eine genaue Beschreibung dieses Vorgangs, der schon vorher in ähnlicher Weise von Boecker (1914) beobachtet worden war: „Die in Verschmelzung begriffenen Tentakel legen sich ihrer ganzen Länge nach aneinander, dabei kleben die Ektodermschichten zusammen. Zwischen den Ten-

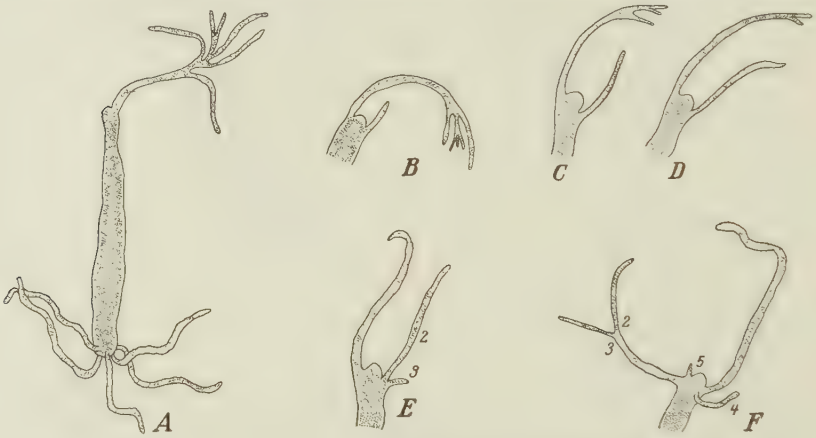

Abb. 15. *Pelmatohydra oligactis*. *A* und *B* Tentakelverschmelzung bei einer polaren Heteromorphose. *C—F* Bildung neuer Tentakel.

takeln bilden sich Schleimhäute, die durchsichtig sind und vereinzelte Nesselkapseln tragen. Die Häutchen entstehen manchmal durch Zusammenfließen von dünnen Fäden, die sich zuerst zwischen den Tentakeln ausspannen. Das Ektoderm verschmilzt miteinander, während die beiden Entodermkanäle noch getrennt zu sehen sind, schließlich aber auch ineinander übergehen.“ Diese von Issayew angegebene Beschreibung kann ich im großen und ganzen bestätigen. Die Vereinigung begann stets an der Basis und schritt zur Spitze der Tentakel fort. Jedoch fand ich nie die „Häutchen“, die Issayew sich zwischen den Tentakeln ausspannen sah.

Bei diesen Regulationsprozessen der Tentakel handelt es sich, wie Boecker und Issayew betonen, um Vorgänge am Hypostom. Man muß annehmen, daß an der Basis jedes Tentakels eine besondere Wachstumszone vorhanden ist, sogenannte „Herde von sich vermehrenden Zellen“, die isoliert bleiben, solange die Zahl der Tentakel nicht allzu groß ist. Wird dagegen die normale Zahl der Tentakel überschritten, so können zwei früher isolierte Wachstumszentren an der Basis ineinander übergehen. Bei weiterem Wachstum werden die Tentakel dann auf gemeinsamer Basis hochgehoben, oder wie Issayew es ausdrückt, „kann ein ununterbrochen wachsender Tentakel den daneben stehenden mitziehen und in Form einer Gabelung hinaustragen.“

Wie schon oben angeführt, kann die Entstehung von Spalttentakeln auch andere Ursachen haben. Infolge von Depressionen verkitten oft Tentakel miteinander. Während dieses Zustandes findet, wenn das Tier dabei nicht zugrunde geht, eine Ein- bzw. Umschmelzung der Tentakelmasse statt. Neben diesen Erscheinungen gibt es noch Fälle, in denen bei Hydren plötzlich eine Verringerung der normalen Tentakelzahl aus ganz unbekannten Gründen stattfinden kann. So beobachtete ich einen höchst merkwürdigen Fall bei einer durch Transplantation hervorgerufenen polaren Heteromorphose. Nachdem der heteromorphe Kopf am aboralen Pol sich vollkommen entwickelt und auch eine Reihe von Tentakeln gebildet hatte, begann der echte, am oralen Ende liegende Kopf an Größe bedeutend abzunehmen und zu einem kleinen Knöpfchen zusammenzuschrumpfen. Schließlich verschmolzen seine sechs Tentakel zu einem einzigen (Abb. 15 *A*). Man kann nicht behaupten, daß es sich um Depressionserscheinungen gehandelt hat, da die Tentakel während des Verschmelzungsprozesses ihr normales Aussehen bewahrten und nicht die bekannten Erscheinungen der Depression aufwiesen. Dieser einzige Tentakel blieb erhalten. Der Verschmelzungsvorgang war noch nicht abgeschlossen, als sich an der gegenüberliegenden Seite wieder ein neuer Tentakel bildete (Abb. 15 *B*). Die Abb. 15 *C* und *D* geben das allmähliche Fort-

Abb. 16. *Pelmatohydra oligactis*. *A* und *B* Verschmelzung von Tentakeln.

schreiten der Verschmelzung an. Zu dem zweiten Tentakel entwickelte sich ein dritter (Abb. 15 *E*). Da sein Wachstumszentrum so nahe an der Basis des zweiten Tentakels lag, verschmolz es mit diesem, wodurch ein neuer Spalttentakel entstand. Schließlich legten sich noch ein vierter und fünfter Tentakel an (Abb. 15 *F*). Warum zunächst sechs Tentakel miteinander verschmelzen und dann sich wieder neue Tentakel entwickeln, ist nicht ohne weiteres einzusehen. Man könnte vermuten, daß Störungen am Hypostomrande stattgefunden haben. Welcher Art diese wären, läßt sich allerdings schwer sagen.

Dieser Fall steht übrigens nicht als einziger da. Bei einer anderen Transplantation, ebenfalls einer heteromorphen Bildung, fanden gleichzeitig Verschmelzungen von zwei und drei Tentakeln statt (Abb. 16 *A*), und schließlich vereinigten sich auch diese noch, so daß nun ein aus fünf getrennten Enden zusammengesetzter Tentakel entstanden war (Abb. 16 *B*). Als Ersatz für die verschmolzenen Tentakel bildeten sich nach und nach neue.

So könnten noch mehrere Fälle Erwähnung finden, in denen Tentakelverschmelzung beobachtet wurde, ohne sie gerade als Regulationserscheinungen zu deuten. Es handelte sich dabei immer um Transplantationen. Bei nicht operierten Tieren war eine Verschmelzung von Tentakeln höchst selten.

C. Vergleich der homoplastischen mit autoplastischen Transplantationen.

Es lag nahe, auch autoplastische Vereinigungen in der gleichen, im vorhergehenden beschriebenen Weise, herzustellen. Diese Transplanta-

tionen wurden in Anlehnung an die vorher geschilderten ganz systematisch durchgeführt, um Möglichkeiten eines Vergleiches zu gewinnen. Das Verhalten des Kopfstückes ist das gleiche wie bei den homoplastischen Transplantationen. Zu Anfang dieser Arbeit wurde auseinandergesetzt, daß es seine Individualität in den seltensten Fällen (wir lernten bisher nur einen einzigen kennen) aufzugeben gezwungen ist. Wie aber wird der andere Komponent reagieren? Zeigt er dieselben Bildungen wie nach homoplastischen Vereinigungen? Diese Frage kann bejaht werden. Schneidet man von einem Polypen den Kopf ab und setzt diesen in umgekehrter Richtung auf das hintere Teilstück desselben Tieres, so bildet sich an dem oralen Pol des hinteren Komponenten, wie wir schon wissen, ein neuer Kopf. Die Komponenten trennen sich nach vollständiger Ausbildung der Proboscis, und das Kopfstück regeneriert eine Fußscheibe, so daß wir als Endresultat zwei normale Polypen vor uns haben, also dieselben Ergebnisse wie bei den entsprechenden homoplastischen Transplantationen. Nicht immer wurde auf diese Weise eine vollständige Bildung erzeugt. Bei den homoplastischen Pfropfungen lernten wir eine ganze Reihe solcher unvollständigen Bildungen kennen. Hier handelt es sich um die gleichen Erscheinungen. Bei seitlichen Transplantationen sowohl wie bei Vereinigungen in Richtung der Längsachse des Körpers fanden, weil lebenswichtige Organe, die ein selbständiges Leben voraussetzt, nicht vorhanden waren, Resorptionen und Verschmelzungen statt.

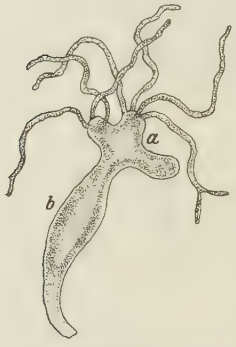

Abb. 17. *Pelmatohydra oligactis*. Der nach autoplastischer Transplantation eines inversen Kopfstückes induzierte Kopf bleibt mit dem Pfropfreis vereinigt. *a* Pfropfreis; *b* Pfropfstamm.

Ein interessanter Fall kam bei einer *Pelmatohydra* vor. Er wurde in ähnlicher Weise einmal bei homoplastischen Vereinigungen beobachtet, konnte aber, da das Tier durch Depressionszustände zugrunde ging, nicht weiter verfolgt werden. Von einem Polypen wurde das Kopfstück *a* abgeschnitten und invers wieder mit dem restlichen Teil *b* vereinigt. Nach einigen Tagen entstand, wie zu vermuten war, am oralen Ende von *b* ein neuer Kopf. Aber anstatt sich nach Ausbildung des Kopfes zu trennen, bildeten die beiden Teilstücke direkt unterhalb der Proboscis eine feste Verbindung. Abb. 17 zeigt dieses Stadium. Nach Resorption des restlichen Teiles von *a* ergab sich eine doppelköpfige *Hydra*, aus der infolge Längsspaltung zwei normale Polypen entstanden.

Wurde die Anordnung der Teilstücke so vorgenommen, daß man das Kopfstück *a* invers auf den seines Stieles beraubten aboralen Pol des Komponenten *b* aufpfropfte (Abb. 18 *A*), so konnte an dem aboralen Ende von *b* eine Kopfbildung hervorgerufen werden (Abb. 18 *B*). Zum

Vergleich ziehen wir die ausführlich beschriebene polare Heteromorphose bei homoplastischen Vereinigungen heran. Auch in diesem Falle der autoplastischen Transplantation erfolgte eine Umkehrung der Polarität. Da aber der orale Pol von *b* keinen Kopf regenerierte, konnte es nicht zu einer polaren Heteromorphose kommen. Nach Trennung des Kopfes von dem Komponenten *b* bilden beide Teilstücke einen Stiel auf dem uns bekannten Wege. Abb. 18 *C* gibt diesen Vorgang bei dem Komponenten *b* an. Die regenerativen Vorgänge der Bildung eines Kopfes am aboralen Ende sind also die gleichen wie in dem analogen Falle der homoplastischen Transplantationen; nur die Regulationserscheinungen verlaufen anders, wie dies ja aus der Art der Vereinigung erklärlich ist.

Dieser Versuch bildet demnach eine Ergänzung zu den entsprechenden der polaren Heteromorphose und zeigt, daß unter dem Einfluß des Hypostomgewebes am aboralen Pol, also dem Gesetz der Polarität entgegen, ein Kopf entstehen kann.

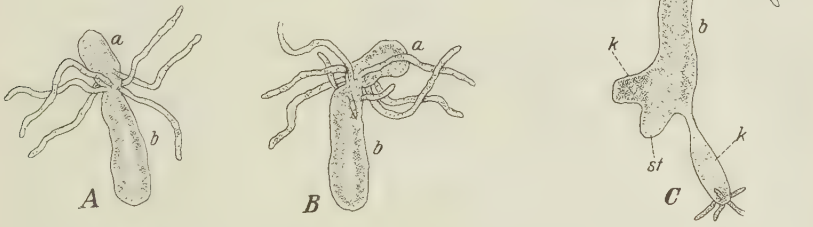

Abb. 18. *Pelmatohydra oligactis*. *A* und *B* Durch autoplastische Transplantation eines inversen Kopfstückes auf den aboralen Pol erzeugter heteromorpher Kopf. *C* Regulation des Hauptkomponenten nach Trennung vom Pfropfreis. *a* Pfropfreis; *b* Pfropfstamm; *k* Knospe; *st* Stielgewebe.

Die seitlichen Transplantationen ergaben in bezug auf das Verhalten des transplantierten Kopfstückes und der von ihm induzierten Neubildung am Pfropfstamm dieselben Ergebnisse wie bei homoplastischen Vereinigungen. Sie bieten insofern etwas Neues, als bei den autoplastischen Pfropfungen stets der Kopf des Hauptkomponenten fehlt und sich damit die Frage erhebt, ob eine Regeneration desselben trotz der seitlichen Regenerations- und Wachstumsvorgänge erfolgen kann.

Einer *Pelmatohydra* wurde der Kopf abgeschnitten und dieser dann seitlich etwas oberhalb der Körpermitte invers eingepflanzt. Die ersten Stadien der seitlichen Regeneration verliefen so, wie wir das bei homoplastischen Vereinigungen schon oft kennen gelernt haben. Es entwickelte sich zunächst eine Gewebebrücke (Abb. 19 *A*) und daraus schließlich ein regelrechter Kopf, der drei Tentakel des Pfropfreises infolge Verlagerung erhalten hatte. Drei Tentakel waren dem transplantierten Kopfstück geblieben. Beide Köpfe bildeten neue Tentakel hinzu, wie Abb. 19 *B*

zeigt. Das aborale Ende des neugebildeten, seitlichen Kopfes zog sich dünn aus und wurde stielartig. Die Bildung machte ganz den Eindruck einer Knospe, riß aber von dem Komponenten, der sie erzeugt hatte, vor Ausbildung einer Fußdrüse, die erst nachträglich entstand, ab. Die weitere Regulation der Neubildung, die noch mit dem Transplantat vereinigt war, ist in Abb. 19 *C* abgebildet. Nach der Trennung vom Hauptkomponenten waren die beiden Köpfe direkt unterhalb des Tentakelkranzes verwachsen. Die Vereinigung nahm langsam zu, während die beiden Köpfe selbst noch lange getrennt blieben. Aber schließlich fand auch hier die Verschmelzung statt, schrittweise, wie es aus früheren Versuchen bekannt ist.

Nun bliebe noch zu untersuchen, wie sich das orale Ende des Hauptkomponenten, dessen

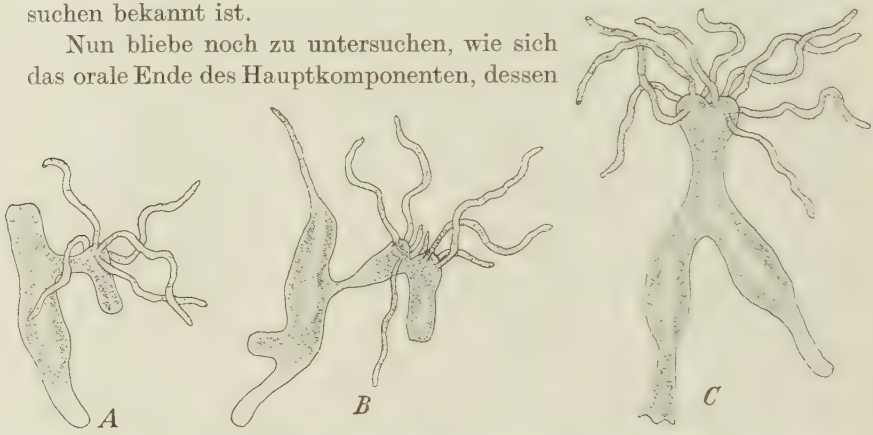

Abb. 19. *Pelmatohydra oligactis*. *A* Seitliche autoplastische Transplantation eines inversen Kopfstückes in die Körpermitte. *B* und *C* Entstehung eines Köpfchens am Transplantationsort, das nach Trennung vom Pfropfstamm mit dem Pfropfreis verschmilzt.

Kopf abgeschnitten wurde, verhält. Abb. 19 *B* zeigt, daß zwar eine Regeneration stattfindet. Ein einziger, aber gut ausgebildeter und alle Funktionen ausübender Tentakel hatte sich entwickelt. Solange ich das Tier beobachten konnte, wurden keine weiteren Tentakel mehr hinzugebildet. Eine Regeneration des Kopfes erfolgte allerdings manchmal bei derselben Versuchsanordnung. Meistens aber war dann das Kopfstück seitlich näher zum aboralen Pol transplantiert.

Es ist nicht recht einzusehen, warum in einigen Fällen eine Regeneration eintritt, während sie bei einer Reihe anderer Versuche ausbleibt. Diese Erwägungen sind jedoch von untergeordneter Bedeutung. Denn es handelt sich im ersten Teile dieser Arbeit in der Hauptsache darum, das Verhalten des Transplantates und der von ihm induzierten Neubildung zu studieren. Da aber diese Erscheinung wiederholt bei den seitlichen autoplastischen Vereinigungen beobachtet wurde, mußte sie wenigstens Erwähnung finden, und man mußte versuchen, sie zu den gleichzeitig erfolgenden seitlichen Regenerationsvorgängen in Beziehung zu bringen.

Rand, Bovard, Minnich (1926) haben Versuche ausgeführt, bei denen ein Kopfstück einer *Hydra* seitlich in normaler Richtung transplantiert und dann der Kopf des Pfropfstammes abgeschnitten wurde. Dabei konnten sie die Beobachtung machen, daß in einigen Fällen eine Regeneration am oralen Ende des Propfstammes eintrat, häufiger aber unterblieb. Wir finden bei ihnen folgendes angegeben: „Analysis of the experiments reveals that the operation varied considerably as regards the length of the graft, the length of the projecting stump left after removal of the stock head, and, therefore, the distance, measured along the axes, from the graft head to the cut end of the stock stump." Von diesen Faktoren war die Regeneration abhängig. Waren die Entfernungen relativ groß, fand eine Regeneration statt.

Wenden wir dies für unsere Experimente an, so erkennen wir, daß, je näher dem aboralen Pol die seitliche Transplantation vorgenommen wurde — also, um mit Rand, Bovard, Minnich zu sprechen — je größer die angegebenen Entfernungen waren, um so sicherer das abgeschnittene Kopfende einen neuen Kopf regenerierte. Oder aber anders gedeutet: Die beiden Bildungszentren, d. h. die Zentren sich abspielender regenerativer Prozesse, lagen zu weit voneinander entfernt, als daß sie sich gegenseitig in der Ausübung ihrer Tätigkeit zu regenerieren stören oder beeinflussen könnten. Fast immer trat eine Regeneration des seines Kopfes beraubten oralen Endes ein, wenn das Pfropfreis in die Knospungszone und unterhalb derselben seitlich in die Stielregion eingepflanzt wurde.

Die in der Knospungszone transplantierten Kopfstücke erzeugten auch bei den autoplastischen Transplantationen, die sowohl seitlich wie in Richtung der Körperachse aufgepfropft wurden, Knospen, die teilweise vollkommen, teilweise unvollkommen ausgebildet waren.

D. Vergleich der homoplastischen mit heteroplastischen Transplantationen.

Zum Schlusse des ersten Teiles dieser Arbeit möchte ich noch ganz kurz auf einen Vergleich zwischen homo- und heteroplastischen Transplantationen eingehen.

Aus der Literatur ist bekannt, daß eine Vereinigung von Teilstücken verschiedener Arten gelingt. Issayew (1922–24) und Goetsch (1923—25) haben in letzter Zeit solche Experimente ausgeführt. Bevor ich heteroplastische Transplantationen inverser Kopfstücke machte, hatte ich Teilstücke von *Pelmatohydra* und *Hydra attenuata* normal, in Richtung der Längsachse des Körpers vereinigt. Das Endresultat war eine vollkommene *Hydra*, die Merkmale beider Tiere besaß, was durch das Vorhandensein der Nesselkapseln beider Spezies bewiesen werden konnte. Ferner gelang es, in der gleichen Weise Vereinigungen zwischen *Hydra vulgaris* und *Pelmatohydra* bzw. zwischen *Hydra vulgaris* und *Hydra attenuata* herzustellen. Bei allen diesen heteroplastischen Transplantationen fand zwar eine Verwachsung der Komponenten statt, aber viel schwerer und langsamer als bei den homoplastischen Pfropfungen. Man konnte noch lange an einer Einschnürung des *Hydra*-Körpers die Verwachsungsstelle der beiden verschiedenartigen Komponenten erkennen. Aber schließlich bildete sich doch eine einheitliche *Hydra*, die, wie ich dies schon erwähnte, äußerlich nicht von einer normalen zu unterscheiden war, aber, wenn man ihre Nesselkapseln untersuchte, eine „Chimäre" darstellte.

Es war mir nicht möglich, Teilstücke von *Chlorohydra* mit Teilstücken irgendeiner braunen *Hydra*-Art, weder mit *Pelmatohydra* noch mit *Hydra vulgaris* oder *Hydra attenuata* dauernd zu vereinigen. Die Ausführung der Transplantationsversuche war zwar nicht schwieriger als bei den übrigen heteroplastischen Pfropfungen. Ich versuchte viele Male die Komponenten in der mannigfaltigsten Weise zur Verwachsung zu bringen, d. h. Gewebe der *Chlorohydra* als Kopfstück, mittleres oder hinteres Teilstück zu verwenden, oder seitliche Vereinigungen herzustellen. Aber meistens fand innerhalb von 8 Tagen wieder eine Trennung in die einzelnen Komponenten statt. Man weiß auch aus der Literatur, daß bisher alle Versuche, die *Chlorohydra* mit anderen *Hydra*-Arten zu vereinigen, gescheitert sind.

Für die inversen heteroplastischen Kopftransplantationen kam daher die grüne *Chlorohydra* in Verbindung mit einer braunen *Hydra*-Art gar nicht in Frage. Ich verwendete dazu nur die leicht zu vereinigenden Arten, *Hydra attenuata*, *Pelmatohydra* und *Hydra vulgaris*. Die Anordnung der Komponenten wurde so vorgenommen, daß ich ein *Pelmatohydra*-Kopfstück auf eine *Hydra vulgaris* bzw. *Hydra attenuata* aufpfropfte oder aber ein *Hydra vulgaris*- bzw. *Hydra attenuata*-Kopfstück als Transplantat benutzte und die *Pelmatohydra* dementsprechend als Unterlage. Auch diese Versuche wurden in großer Zahl ausgeführt, brachten aber leider nicht die gewünschten Ergebnisse.

Bei dieser Art der Pfropfung haben wir uns zunächst die Frage nach dem Verhalten des Kopfstückes vorzulegen. Vermag das mit der Mundscheibe transplantierte Pfropfreis fremdartiges Gewebe zu beeinflussen, so wie es von den homoplastischen Vereinigungen geschildert wurde? Bei der letzteren konnte ferner eine Wanderung von Zellen beobachtet werden, die sowohl von der Unterlage als auch vom Transplantat aus in die Neubildung erfolgte. Läßt sich bei den heteroplastischen Transplantationen diese Wanderung auch feststellen? Gehen wir zur Beantwortung dieser Fragen über! Im Verhalten des Kopfstückes selbst zeigt sich keine wesentliche Änderung. Die Verwachsung gelang auch in diesen Fällen, war aber nur eine vorübergehende. Im Höchstfalle dauerte die Vereinigung 2 Wochen, im Durchschnitt dagegen nur 3 bis 5 Tage. Das Kopfstück war auch bei diesen Experimenten in der Lage, nach der Transplantation am Pfropfstamm eine Bildung, meistens aber nur eine Gewebebrücke, die weder Tentakel noch einen Mund aufzuweisen hatte, zu induzieren. Es trennte sich häufig so früh von seinem Komponenten, daß die Brücke sich erst nachträglich zu einem Köpfchen umwandelte, oder aber, da sie teilweise so mangelhaft ausgebildet war, wieder in den Pfropfstamm einbezogen wurde.

Nur in einer einzigen Versuchsgruppe, nämlich bei Transplantation eines inversen *Pelmatohydra*-Kopfstückes auf ein *Hydra attenuata*-Endstück bzw. umgekehrt (siehe Versuch 1), waren die Komponenten solange vereinigt, bis sich an dem kopflosen Teilstück ein mit Tentakeln und einer Mundöffnung versehenes Köpfchen gebildet hatte; also nur in

diesem Falle konnte das gleiche Resultat wie bei den homoplastischen Vereinigungen festgestellt werden.

Ganz interessant ist die Tatsache, daß durch ein *Pelmatohydra*-Kopfstück schneller und mit mehr Wahrscheinlichkeit eine Induktion am Pfropfstamm erfolgte als im umgekehrten Falle, d. h. bei Transplantation eines *Hydra*-Kopfstückes auf eine *Pelmatohydra*-Unterlage. Daraus könnte man zu schließen geneigt sein, daß der Einfluß der Pelmatohydrenteile größer ist als der anderer brauner *Hydra*-Arten. Diese Annahme wird noch bestärkt durch die von Goetsch (1923/24) und Issayew (1923) oft wiederholte Beobachtung der Erscheinung der Dominanz der *Pelmatohydra*-Elemente. Beide Forscher hatten nämlich ganz unabhängig voneinander festgestellt, daß bei heteroplastischen Transplantationen stets die *Hydra*-Elemente durch die *Pelmatohydra*-Bestandteile verdrängt werden, was sich nicht nur in dem Überwiegen der *Pelmatohydra*-Nesselkapseln, sondern auch in der äußeren Gestalt dieser Vereinigung bemerkbar macht.

Experimentell erzeugte Knospenbildung, wie wir sie bei den anderen Transplantationsarten vorfanden, kam überhaupt nicht vor, auch eine Umkehrung der Polarität erfolgte nicht.

Um zu erfahren, ob eine Wanderung von Zellelementen von der einen zur anderen Art eingetreten war, wurden bei einem Teile der Versuchstiere die durch Induktion entstandenen Köpfe bzw. Gewebebrücken auf Nesselkapseln hin untersucht. Während, wie die Arbeiten von Goetsch und Issayew und auch eigene Beobachtungen ergaben, bei normalen Vereinigungen eine Migration von Zellelementen stattfand, war bei dieser Versuchsanordnung nur ein negatives Ergebnis zu verzeichnen. Die Neubildung zeigte stets die gleichen Zellelemente wie sie auch der Hauptkomponent aufzuweisen hatte.

Blicken wir vergleichend noch einmal auf die auto-, homo- und heteroplastischen Transplantationen zurück, so finden wir bei allen drei Arten im Prinzip dieselben Resultate, nämlich eine weitgehende Beeinflussung der Unterlage durch das Transplantat. Während die Neubildungen bei den ersten beiden Pfropfungsarten zum größten Teile lebensfähig waren, wurden bei den heteroplastischen Vereinigungen nur höchst selten selbständige Neubildungen erzeugt. Bei den meisten fand sofort nach ihrer Entstehung wieder eine Resorption statt. Dies steht wohl vielfach damit im Zusammenhang, daß das Kopfstück sich allzufrüh von seinem Komponenten trennte und sich sein Einfluß nicht in der Weise geltend machen konnte, wie dies bei den erstgenannten Arten der Fall war.

II. Transplantationsversuche mit Kopfstücken dicht unterhalb der Mundscheibe.

A. Pfropfungsversuche in Richtung der Längsachse des Körpers.

Im ersten Teile der Arbeit wurde ein Kopfstück mit unverletzter Mundscheibe mit anderen Komponenten zur Verwachsung gebracht, und zwar in den verschiedensten Kombinationen. Das Resultat war stets das gleiche: Induzierung von Köpfen oder kopfähnlichen Bildungen.

Will man nun untersuchen, was in diesem Abschnitt der Arbeit geschehen soll, ob durch das Gewebe, das direkt unterhalb des Hypostoms gelegen ist, dieselben Bildungen erzeugt werden, d. h. ob eine Beeinflussung der Unterlage durch das Transplantat erfolgt, so kommt man zu einer Reihe von Experimenten, die bereits von Burt (1925) ausgeführt worden sind.

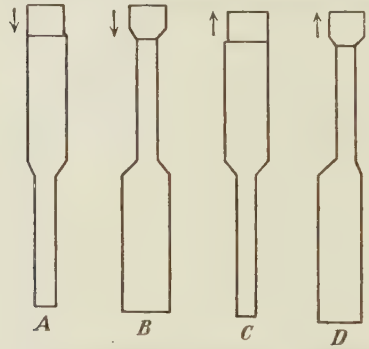

Abb. 20. *Pelmatohydra oligactis.* Vereinigung kleiner Kopfgeweberinge mit dem oralen und aboralen Pol. *A* und *B* in umgekehrter Richtung; *C* und *D* in normaler Richtung (schematisch nach Burt).

Burt operierte mit kleinen Geweberingen (außer Kopf- waren es auch Stielgeweberinge), die an und für sich kaum lebens- und regenerationsfähig waren. Sie besaßen in ausgestrecktem Zustande eine Länge von 0,75 mm, $^1/_{12}$—$^1/_{16}$ der gesamten Körperlänge. Die Pfropfreise konnten in verschiedenen Kombinationen in Richtung der Längsachse des Körpers auf den anderen Komponenten transplantiert werden. So ergaben sich zunächst vier mögliche Kombinationen, die aus folgenden, der Burtschen Arbeit entnommenen Abbildungen zu ersehen sind (Abb. 20 *A*—*D*). Danach kann also ein Kopfgewebering in umgekehrter und normaler Richtung auf den oralen und auf den aboralen Pol eines Pfropfstammes aufgepflanzt werden. In allen vier Fällen fand Burt, daß die Kopfgeweberinge am oralen, bzw. aboralen Ende neue Köpfe regenerierten, wobei in letzteren beiden Versuchen eine Umkehrung der Polarität stattfand.

1. Versuche mit inversen Geweberingen.

Von der Kombination *A* (Abb. 20) soll ausgegangen werden. Bei der Ausführung der Transplantationen benutzte ich die von Burt angegebene Methode.

Bei diesen Experimenten kamen nur Pelmatohydren zur Verwendung wegen der äußerlich gut sichtbaren Einteilung in bestimmte Körperregionen.

Einer *Hydra* wurde der äußerste tentakuläre Ring und die Fußdrüse abgeschnitten, ein anderes Tier genau so behandelt, dann die beiden Polypen mit ihren oralen Enden zur Verwachsung gebracht, die schnell und leicht stattfand. Nach Entfernung des einen der beiden Komponenten bis auf einen schmalen Gewebering erfolgte eine Messung dieses

Ringes mit Hilfe des Okularmikrometers. Während bei allen Versuchen Burts das Pfropfreis, wie ich schon erwähnte, eine konstante Größe von 0,75 mm hatte, variierte ich die Größe so, daß sich Versuchsreihen mit verschieden großen Gliedern ergaben.

I. Versuchsreihe.

Die erste Versuchsreihe begann mit einer Transplantation, deren Pfropfreis eine Länge von 0,30 mm besaß und endete mit einer Pfropfung, bei der das kleinste Teilstück 1,5 mm maß.

Wurden 0,30—0,70 mm große Teilstücke invers auf den oralen Pol einer anderen *Hydra* aufgepflanzt (Abb. 20 *A* und 21 *A*), so bildete sich am aboralen Pol unter Überwindung der Polarität ein neuer Kopf (Abb. 21 *B*). Damit erhalten wir dieselben Resultate, die Burt bekommen hatte. Oberhalb dieser Größe bei 0,75—0,80 mm trat am Pfropfreis eine Umkehrung der Polarität nicht ein. Einige Beispiele mögen folgen, die dies näher erläutern:

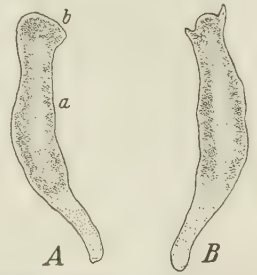

Abb. 21. *Pelmatohydra oligactis*. *A* und *B* Unter Überwindung der Polarität regeneriert der aborale Pol des Pfropfreises einen Kopf. *a* Pfropfstamm; *b* Pfropfreis.

Ein Pfropfstück, das eine Länge von etwa 0,75 mm besaß, wurde invers mit dem oralen Pol einer anderen *Pelmatohydra*, von der die Fußscheibe und der Tentakelkranz abgeschnitten war, vereinigt. Schon nach einem Tag zeigte sich am oralen Pol von *a* und *b* je ein Tentakel (Abb. 22 *A*). Zu dem einen Tentakel kamen bald mehrere neue hinzu, und zwar beteiligten sich weiterhin beide Komponenten an der Bildung derselben. Nach weiteren 3 Tagen waren zwei regelrechte Köpfchen entstanden, das eine von dem Pfropfstamm *a*, das andere von dem Pfropfreis *b* gebildet. Sie lagen nebeneinander und besaßen zusammen neun Tentakel (Abb. 22 *C*). Inzwischen hatte sich am aboralen Pol von *b* ein Tentakel entwickelt, der sich durch eine beträchtliche Länge auszeichnete und alle Eigenschaften eines normalen Tentakels aufzuweisen hatte. Aber er blieb der einzige an dieser Stelle und wurde später langsam wieder zurückgebildet.

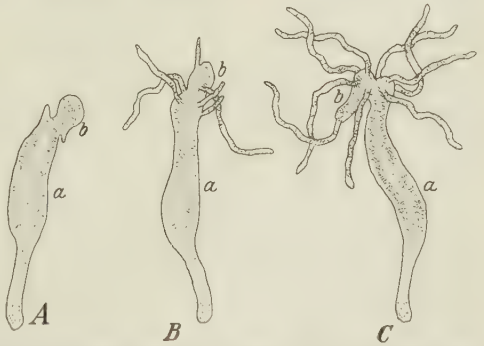

Abb. 22. *Pelmatohydra oligactis*. *A*–*C* Der invers transplantierte Kopfgewebering bildet am oralen Pol einen Kopf. Am aboralen Pol bildet sich ein Tentakel. *a* Pfropfstamm; *b* Pfropfreis.

Durch diese interessante Beobachtung kann leicht festgestellt werden, daß zwar noch der Anlauf zur Überwindung der Polarität gemacht, die Umkehrung derselben aber nicht mehr erreicht wird, da das Pfropfreis eine bestimmte Größe überschritten hat. Damit ist aber auch zugleich eine Grenze festgelegt, bei der in dieser Versuchsanordnung ganz allgemein ein *Hydra*-Teilstück seine Polarität beibehält. Dies geschieht nach meinen Erfahrungen bei einer Pfropfreislänge von 0,75—0,80 mm, denn auch bei allen Experimenten, die in dieser Richtung noch ausgeführt wurden, fand eine Umkehrung oberhalb dieser Grenze nicht mehr statt. Bei dem eben angegebenen Beispiel erfolgte eine Verschmelzung der beiden Köpfe in der Weise, wie es im ersten Teil der Arbeit beobachtet und ausführlich dargestellt worden ist. Der restliche Teil von *b* wanderte allmählich am Pfropfstamm herunter bis in die Knospungszone, ohne etwas von seiner Größe zu verlieren. Hier wurde er durch Knospung aufgebraucht.

Nicht bei allen Versuchen regenerierten beide Polypen am oralen Ende je einen Kopf. Sehr häufig unterblieb eine Kopfregeneration am oralen Pol des Pfropfstammes. Dementsprechend waren die sich anschließenden Regulationserscheinungen anders. Abb. 23 zeigt, wie nach Entstehung des Kopfes am oralen Pol des Pfropfreises (Abb. 23 *A*) eine Resorbierung des restlichen Kopfteiles stattfindet, und zwar in ganz anderer Weise wie im vorhergehenden Versuch. Die Resorption erfolgte am Transplantationsort selbst. Ganz langsam nahm das Pfropfreis an Länge ab (Abb. 23 *B*) bis es schließlich verschwunden war, so daß aus diesem Versuch eine vollkommen normale *Hydra* hervorging. Da sich im vorigen Versuch (siehe Abb. 22 *A* und *C*) beide Komponenten an der Regeneration beteiligten, ist sehr wohl anzunehmen, daß dies auch für das zuletzt beschriebene Experiment zutrifft. Nur wirken in diesem Falle die Regenerationskräfte beider Teilstücke zusammen in der Bildung eines einheitlichen Komponenten. Die Überwindung der Polarität bei den ersten Experimenten dieser Versuchsreihe erkläre ich mir aus der Kleinheit des Pfropfreises. Bevor überhaupt die Regeneration desselben einsetzte, hatte eine Wanderung der Tentakel bildenden Zellen von dem oralen Pol des Hauptkomponenten zum aboralen des Pfropfreises stattgefunden, oder, um es anders auszudrücken: das Gewebe des Pfropfstammes hatte das des Pfropfreises in sich einbezogen und zu seinem eigenen gemacht, es also weitgehend beeinflußt.

II. Versuchsreihe.

In der zweiten Gruppe handelt es sich ebenfalls um eine Reihe von Versuchen. Die Anordnung derselben geschah so, daß ein Kopfgewebering in umgekehrter Richtung auf den aboralen Pol einer *Pelmatohydra*, von der man die Fußdrüse und das Hypostom entfernt hatte, trans-

plantiert wurde (Abb. 20 *B*). Das Anfangsglied dieser Versuchsreihe hatte eine Größe von 0,30 mm, analog dem Anfangsglied der ersten Versuchsreihe. Pfropfreise, die eine Größe von 0,30—0,50 mm besaßen, wurden von dem Pfropfstamm resorbiert. Eine Regeneration der Pfropfreise fand in keinem dieser Fälle statt (Abb. 24 *A*). Wohl bildete der Hauptkomponent einen neuen Kopf (Abb. 24 *B*) und nach einiger Zeit eine neue Fußdrüse. Burt beobachtete diese Erscheinung der Resorption auch zuweilen bei seinen eigenen Versuchen.

Erhielt das Pfropfreis *b* dagegen eine Länge von 0,55 mm, so entwickelte sich an seinem aboralen Pol ein Tentakel (Abb. 25 *A*), der aber später wieder reduziert wurde. Der Komponent *b* zeigte nun im weiteren Verlauf dieses Experimentes ein ganz merkwürdiges Verhalten. Nachdem der zuerst entstandene Tentakel verschwunden war (Abb. 25 *B*), fand

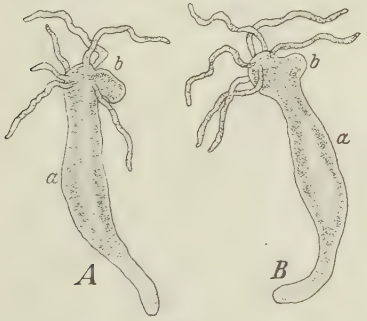

Abb. 23.

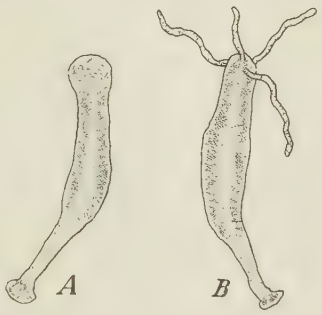

Abb. 24.

Abb. 23. *Pelmatohydra oligactis*. *A* Der orale Pol des invers auf das orale Ende transplantierten Kopfgeweberinges regeneriert einen Kopf. *B* Resorption des restlichen Gewebes des Pfropfreises. *a* Pfropfstamm; *b* Pfropfreis. — Abb. 24. *Pelmatohydra oligactis*. *A* und *B* Resorption des invers aufgepflanzten Kopfgeweberinges auf den aboralen Pol.

eine nachträgliche Regeneration von *b* am aboralen Pol statt. Anfangs schien es als wolle sich ein Köpfchen bilden, das sich aber später zu einer Knospe weiter entwickelte, die sich nach 2 Tagen, mit vier Tentakeln versehen, loslöste (Abb. 25 *C*). Der Hauptkomponent regenerierte in diesem, wie in fast allen anderen Fällen einen Kopf und eine Fußdrüse.

Die oben mitgeteilte Beobachtung ist auffallend; einmal wird durch das anfängliche Verhalten des Transplantates eine bestimmte Grenze festgelegt. Unterhalb derselben tritt, wie wir gesehen haben, keine Regeneration ein. Die nachträgliche Verwendung des Kopfgeweberinges als Knospenmaterial berechtigt zu der Frage: Sollte das Kopfgewebe (ohne Hypostom) wirklich ein unipotentes Gewebe (Burt) und nur in der Lage sein, Köpfe zu regenerieren? Die Beantwortung derselben kann erst nach späteren Auseinandersetzungen erfolgen.

Oberhalb dieser ersten war bis zu einer zweiten Grenze, die wir nachher festlegen wollen, eine Regeneration immer möglich, und zwar bei allen Transplantationen dieser Versuchsreihe.

Einer *Pelmatohydra* wurde der Tentakelring und die Fußscheibe abgeschnitten, und ein Kopfgewebering einer anderen *Hydra*, 0,70 mm groß, invers auf den aboralen Pol der ersteren aufgepfropft (siehe Abb. 20 *B* und Abb. 26 *A*). Erst nach 8 Tagen zeigten sich am aboralen Pol des

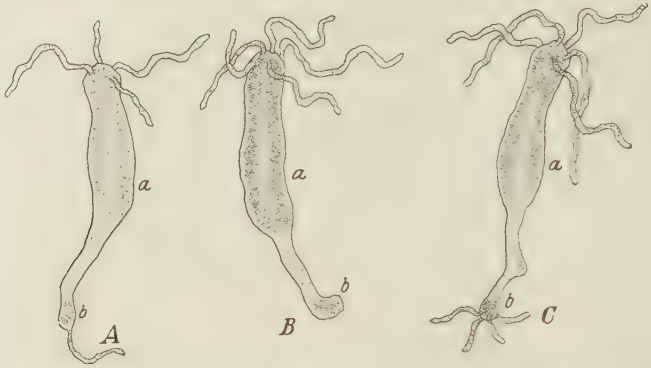

Abb. 25. *Pelmatohydra oligactis*. *A* Unvollständige Regeneration des Pfropfreises unter Überwindung der Polarität. *B* Rückbildung des Tentakels. *C* Neu einsetzende Regeneration. Das Regenerat ist eine sich loslösende Knospe. *a* Pfropfstamm; *b* Pfropfreis.

Pfropfreises die ersten beiden Tentakel (Abb. 26 *B*). Gleichzeitig waren Stielgewebezellen des Hauptkomponenten in das Pfropfreis hinübergewandert, so daß das regenerierende Kopfstück den Eindruck einer kleinen *Hydra* machte, der noch durch eine, beiden Individuen gemeinsame Fußdrüse verstärkt wurde (Abb. 26 *B*). Die Fußdrüse begann sich

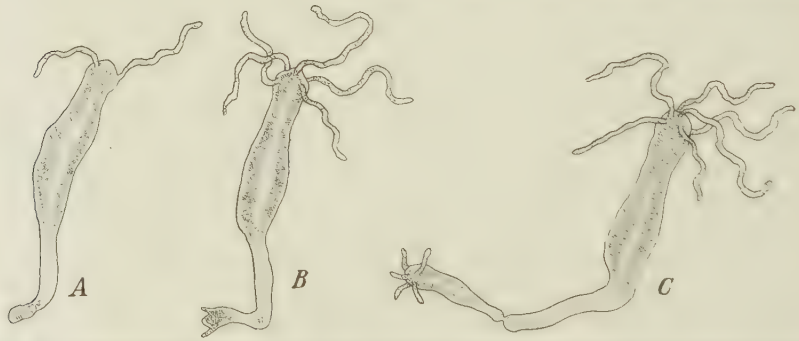

Abb. 26. *Pelmatohydra oligactis*. *A*—*C* Regeneration des invers transplantierten Kopfgeweberinges am aboralen Pol.

innerhalb weiterer 8 Tage durchzuschnüren. Während dieser Zeit hatten sich noch drei Tentakel gebildet. Das regenerierte Kopfstück wuchs sehr schnell, da es eine Mundöffnung und Tentakel besaß und somit in der Lage war, Nahrung aufzunehmen. Nachdem die beiden Komponenten einen ganzen Monat vereinigt waren, fand die Trennung der zwei vollkommen ausgebildeten Tiere statt (Abb. 26 *C*).

Einen dritten Versuch dieser Reihe möchte ich noch erwähnen. Die Größe des Pfropfreises betrug etwa 1,2 —1,5 mm. Nach 6 Tagen erschienen die Tentakel — wie das aus oben genannten Versuchen bekannt ist — am aboralen Pol des Transplantates, welches ganz das Aussehen einer vollständigen *Hydra* hatte, da Verlagerung von Stielgewebe des Hauptkomponenten in das Regenerat erfolgte und sich ebenfalls die abgeschnittene Fußdrüse erneuerte. Aber bald änderte sich das Bild. Abb. 27 läßt deutlich erkennen, daß das anfänglich als einheitliche *Hydra* erscheinende Regenerat sich in eine Knospe verwandelt hat. Jedoch wurde dazu nicht das ganze Zellenmaterial des Pfropfreises verwendet, sondern es blieb nach der Trennung vom Hauptkomponenten ein Rest von Stielgewebe zurück, der späterhin von diesem abgeworfen wurde. Auch hier war also das, was zur Regeneration, d. h. zur Bildung eines Kopfes dienen sollte, zur Knospenbildung benutzt worden. Andere Experimente, deren Teilstücke eine Größe von 0,60 mm bis aufwärts zu 1,8 mm besaßen, ergaben dieselben Resultate, die wir von den eben beschriebenen drei Versuchen feststellen konnten. Das ist jedenfalls das Wesentliche, daß stets aus den kleinen Pfropfstücken, teils durch Regeneration, teils durch Verlagerung von Stielgewebe des größeren Teilstückes unter Überwindung der Polarität eine normale kleine *Hydra* entsteht. Diese kann sich entweder nach Durchteilung der Fußdrüse oder aber als Knospe von dem Hauptkomponenten trennen.

Abb. 27. *Pelmatohydra oligactis.* Das Regenerat des aboralen Poles des Pfropfreises bildet sich zu einer Knospe aus.

Den letzten Versuch dieser Reihe bildet eine Transplantation, die mit einem Pfropfreis in der Größe von 1,9 —2 mm ausgeführt wurde. Von dieser Größe ab trat eine Regeneration am aboralen Pol nicht mehr ein, sondern es erfolgte eine Kopfbildung am oralen Ende. Das neu entstandene Köpfchen wurde seitlich herausgedrückt (Abb. 28 *A*). Im weiteren Verlauf dieses Experimentes war zu erkennen, wie sich das „seitliche" Köpfchen allmählich über dem Hauptstamm aufrichtete und abgesehen von dem restlichen Teile, der in diesem Falle zur Knospenbildung verbraucht (Abb. 28 *B*), in einem anderen resorbiert wurde, machte diese Transplantation den Eindruck einer polaren Heteromorphose (Abb. 28 *C*). Sie verhielt sich auch weiterhin so, wie wir es im ersten Teile dieser Arbeit von einer polaren Heteromorphose kennen gelernt haben (siehe Abb. 2 *D*). Erst nachdem von jedem Individuum eine Fußdrüse gebildet worden war, erfolgte die Trennung. Damit wäre die zweite Grenze dieser Versuchsreihe festgelegt, bei der eine Überwindung der Polarität nicht mehr eintritt.

Es ist merkwürdig und setzt immerhin in Erstaunen, daß bei dieser Versuchsanordnung das Pfropfreis erst bei einer Größe von 1,9—2 mm seine Polarität und damit seinen individuellen Charakter zu wahren vermag, während bei den entsprechenden Experimenten in der ersten Versuchsreihe dies schon bei einer Pfropfreislänge von 0,75 mm geschieht. Eine Erklärung für diese Erscheinung findet man vielleicht durch Vergleich der Unterlagen, mit denen in beiden Fällen die Transplantate vereinigt waren. Während in der ersten Versuchsreihe zwei orale Pole miteinander zur Verwachsung gelangten, wurde bei Experimenten der zweiten Reihe ein oraler auf einen aboralen Pol, der sich noch dazu aus diffe-

Abb. 28. *Pelmatohydra oligactis*. *A* Regeneration des Pfropfreises am oralen Pol. *B* und *C* Aufrichtung des regenerierenden Kopfes über dem Pfropfstamm; Verbrauch des restlichen Gewebes durch Knospenbildung. *a* Pfropfstamm; *b* Pfropfreis; *b'* regenerierender Kopf des Pfropfreises; *k* Knospe.

renziertem Stielgewebe zusammensetzte, transplantiert. Die Resultate der einzelnen Versuchsglieder haben gezeigt, daß das Stielgewebe in der Lage ist, das Kopfgewebe (ohne Hypostom) zu beeinflussen bis zu einer bestimmten Größe (1,9—2 mm). Wenn diese erreicht ist, vermag das Kopfstück sich seiner Bestimmung und Polarität nach weiter zu entwickeln, so daß der größere Komponent und das höher differenzierte Gewebe seinen Einfluß nicht mehr ausüben kann.

Etwas anders liegen dagegen die Verhältnisse bei einer Vereinigung zweier oraler Pole, die, was Differenzierung und Qualität des Zellenmaterials anbetrifft, ungefähr gleich sind. Nur infolge seiner Überlegenheit an Masse - Quantität - ist der größere Komponent fähig, in seinem Sinne zu beeinflussen. Daher ist es auch erklärlich, daß schon bei einer verhältnismäßig geringen Größe des Pfropfreises (0,70—0,75 mm) der Einfluß gehemmt wird, durch die gleich große Regenerationskraft, die

dem Transplantat innewohnt. Diese wirkt in der ihr entsprechenden Weise und so entsteht an den beiden miteinander vereinigten Polen entweder je ein neuer Kopf (siehe Abb. 22), oder aber die Regenerationskräfte der beiden oralen Pole bilden gemeinsam einen Kopf (Abb. 23).

2. Versuche mit Kopfstücken in normaler Lage.

III. Versuchsreihe.

Die dritte Versuchsreihe dieses Abschnittes entspricht der ersten. Denn die Anordnung der Komponenten geschah so, daß ein kleines Stückchen Kopfgewebe auf den oralen Pol einer anderen *Pelmatohydra*, von welcher der äußere Kopf- und Fußring entfernt worden war, transplantiert wurde (Abb. 20 *C*). Der einzige Unterschied bestand nur in der Richtung, in der ich die Transplantate aufpfropfte. Während bisher nur mit inversen Kopfgeweberingen experimentiert wurde, vereinigte ich in dieser und in der nächsten Reihe (Abb. 20 *D*) die Teilstücke in normaler Richtung miteinander. Wie leicht zu verstehen ist, trat bei noch so kleinen Pfropfreisen (wieder wurde mit einer Größe von 0,30 mm begonnen) in jedem Falle Regeneration ein, da der orale Pol des Pfropfreises frei war und noch dazu durch den größeren Komponenten beeinflußt wurde. Die Resultate dieser Reihe sind so gut wie selbstverständlich und sollen auch nur der Vollständigkeit halber hier erwähnt werden.

Da die technische Ausführung der Transplantationen dieser und der nächsten Versuchsreihe von der früher beschriebenen abweicht, möchte ich an dieser Stelle ganz kurz darauf eingehen. Von zwei Pelmatohydren wurden die tentakulären Ringe und die Fußdrüsen abgeschnitten und dann die eine von ihnen mit dem oralen Ende zuerst auf eine leicht zerschneidbare Borste geschoben, darauf das aborale Ende derselben nebst Borste soweit entfernt, daß nur noch ein schmaler Kopfgewebering übrig blieb. Dieser wurde gemessen und dann mit dem anderen Komponenten in der Weise vereinigt, daß ich diesen nun auch auf die Borste brachte, und zwar je nach der Transplantation entweder mit dem aboralen oder oralen Ende.

Diese Methode, die schon von Burt angewendet wurde, hat den Vorteil, daß, abgesehen von der leichten Ausführung, eine Verwechslung der beiden Pole so kleiner Teilstückchen ausgeschlossen ist. Der Nachteil allerdings besteht darin, daß die Transplantationen zwecks besserer Verwachsung und Verheilung häufig aus dem Wasser herausgenommen werden müssen.

IV. Versuchsreihe.

Interessanter sind die Versuche der vierten Versuchsreihe, die zeigen sollen (entsprechend der zweiten), daß ein Kopfgewebering in normaler Richtung auf den aboralen Pol — also auf Stielgewebe — aufgepflanzt wurde (Abb. 20 *D*). Schon bei der geringen Größe von 0,30 mm regenerierte am freien oralen Ende ein Kopf. Eine Absorption des Pfropfreises erfolgte trotz zahlreicher Versuche dieser Art auch bei der Pfropfreis-

größe von 0,30 mm nicht. Im übrigen verliefen die Versuche so, wie dies schon von denen der zweiten Versuchsreihe ausführlich angegeben wurde. Stielgewebe des Hauptkomponenten wanderte in die Transplantate, und nachdem sich durch Regeneration des Pfropfreises eine kleine, vollständige *Hydra* entwickelt hatte, die einen ausgebildeten Tentakelkranz, Mundöffnung, Stiel mit Fußdrüse besaß, trennten sich die beiden Individuen. Daß das Kopfgewebe zur Knospenbildung Verwendung fand, wie in den ähnlichen Experimenten der zweiten Versuchsreihe, habe ich nicht beobachtet. Dagegen kam es häufiger vor, daß die Fußdrüsenregeneration des Pfropfstammes anfangs unterblieb und die Tiere wochenlang, bisweilen bis zu 3 Monaten, als polare Heteromorphosen vereinigt waren. Manchmal gingen die Transplantationen zugrunde, bevor eine Trennung erfolgt war. Trat sie ein, dann stets erst dann — das wurde früher schon einmal betont —, wenn sich zwei Fußdrüsen entwickelt hatten.

Fassen wir die Resultate der beiden letzten Versuchsreihen noch einmal zusammen, so können wir feststellen, daß der orale Pol eines in normaler Richtung transplantierten Kopfgeweberinges unabhängig vom Transplantationsort und seiner Größe immer einen neuen Kopf regeneriert. Damit sind wir zu denselben Ergebnissen gekommen, wie Burt sie auch für seine Versuche verzeichnet hat.

Aus allen bisher angegebenen Experimenten ist klar zu erkennen, daß eine Beeinflussung der Unterlage durch das Transplantat oder gar eine Induzierung einer Neubildung am Pfropfstamm, wie das im ersten Teile immer wieder beobachtet wurde, nicht stattfand. Der Grund dafür liegt meines Erachtens in dem Fehlen des Hypostoms, das bei keinem der Versuche dieses letzten Teiles vorhanden war. Noch deutlicher geht dies aus seitlichen Transplantationen hervor, deren Beschreibung nun folgen soll.

B. Seitliche Transplantationen.

1. In allen Körperzonen außer Knospungs- und Stielregion.

Während mit diesen vier Kombinationen die Burtschen Untersuchungen abschließen, erweiterte ich die Experimente und führte in derselben Weise, wie vorher beschrieben, seitliche Transplantationen aus. Dabei ergaben sich zunächst zwei verschiedene Möglichkeiten der Zusammensetzung, nämlich eine Transplantation in umgekehrter und normaler Richtung. Da, wie man wohl annehmen könnte, es für das Verhalten des Pfropfreises nicht ganz gleichgültig ist, ob Kopf, bzw. Fuß des Hauptstammes vorhanden sind, wurde bei der Hälfte der Versuche das äußere orale und aborale Ende desselben beseitigt. Wir erhalten bei Berücksichtigung dieses Faktors zwei weitere Gruppen, d. h. die seitlichen Transplantationen können so vorgenommen werden, daß einmal eine Vereinigung eines Pfropfstammes ohne Kopf und Fuß, das andere Mal bei

Vorhandensein derselben mit dem Pfropfreis stattfindet (Abb. 29 *A*—*D*). Die seitlichen Pfropfungen wurden in allen Regionen des Körpers ausgeführt. Ein wirklich positives Ergebnis war allerdings nur bei Transplantationen in der Knospungs- und Stielregion zu registrieren. Diese sollen später besonders besprochen werden.

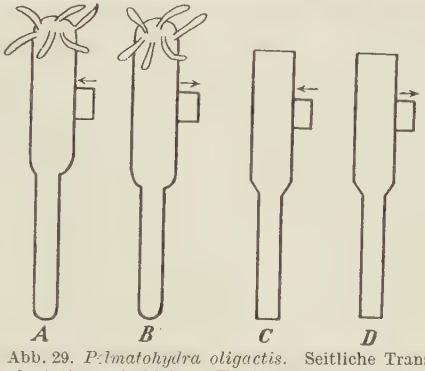

Abb. 29. *Pelmatohydra oligactis.* Seitliche Transplantation mit kleinen Kopfgeweberingen in umgekehrter und normaler Richtung. *A* und *B* bei Anwesenheit von Kopf und Fuß des Pfropfstammes. *C* und *D* bei deren Fehlen.

Gehen wir von den *inversen* Transplantationen aus:

Bei all diesen Versuchen waren Kopf und Fuß des Pfropfstammes vorhanden. Es braucht wohl kaum erwähnt zu werden, daß bei den einzelnen Pfropfungen die Größe der Transplantate sehr stark variierte. Begonnen wurde mit verhältnismäßig kleinen Pfropfstücken von 0,30 mm wie in den früheren Versuchsreihen. Eine Regeneration solch kleiner Teile fand nie statt. Es erfolgte stets eine langsame Resorption des Pfropfreises. Daß ein so kleines Teilstückchen in den größeren Komponenten einbezogen wird, ist weiter nicht verwunderlich, da wir ja ähnliches schon aus früheren Transplantationsversuchen wissen. Aber auch bis zu 1,5 mm große Teilstücke regenerierten nicht. Sie wurden ebenfalls von dem Pfropfstamm resorbiert. Dieser erhielt dadurch einen Überschuß an Zellenmaterial, der sich durch Knospenbildung verbrauchte.

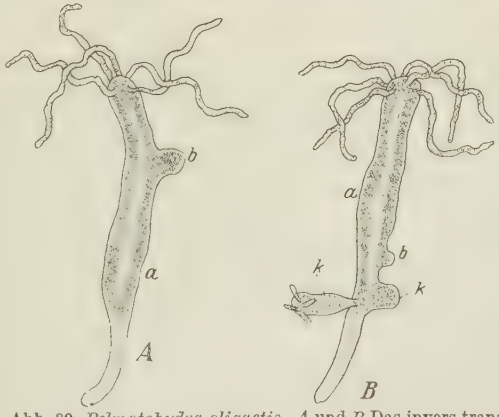

Abb. 30. *Pelmatohydra oligactis.* *A* und *B* Das invers transplantierte seitliche Pfropfreis wird vom Pfropfstamm resorbiert. Dieser schreitet zur Knospenbildung. *a* Pfropfstamm; *b* Pfropfreis; *k* Knospe.

Ein Kopfgewebering, der eine Länge von 0,60 mm hat, wird seitlich in umgekehrter Richtung in den Stamm einer anderen *Pelmatohydra*, etwa im ersten Körperdrittel eingepflanzt (Abb. 30 *A*). 4 bis 5 Tage lang ist das Pfropfreis in seiner ursprünglichen Länge zu sehen und zeigt an seinem freien, aboralen Pol eine Anhäufung von Zellenmaterial, die man an der dunkelbraunen Färbung erkennt. Diese Erscheinung könnte

auf das Vorhandensein eines Vegetationspunktes schließen lassen, wie er bei beginnender Knospentätigkeit sehr häufig zu finden ist. Dann aber erfolgt eine allmähliche Resorption, die sich darin äußert, daß nach und nach Zellkomplexe in das Gewebe des Stammes aufgenommen werden, wodurch das Pfropfreis an Größe abnimmt. Das durch die Resorption angehäufte Zellenmaterial des Hauptkomponenten wird, wie ich schon oben andeutete, durch die nun einsetzende, intensive Knospentätigkeit verbraucht (Abb. 30 *B*). Nun kann aber auch das Pfropfreis selbst, anstatt zu regenerieren, Knospen bilden, wodurch allmählich sein Zellenmaterial verringert und schließlich zum Verschwinden gebracht wird.

Wieder wurde ein inverser Kopfring seitlich in den Hauptstamm einer *Pelmatohydra* — und zwar etwas unterhalb der Körpermitte — transplantiert. Die Größe des Pfropfreises betrug ungefähr 0.90—1 mm. In diesem Experiment trat eine Abnahme der Pfropfreislänge nicht ein. Dagegen war eine Wanderung des seitlichen Teilstückes distalwärts festzustellen. Als es etwa in unveränderlicher Größe in die Knospungszone gelangt war, begann es Tentakel zu bilden, was ich anfangs für eine regelrechte Regenerationserscheinung hielt. Aber bald zeigte sich, daß es eine Knospe war, die sich loslöste (Abb. 31). Nur ein geringer Rest des Pfropfreises blieb übrig, der von dem Hauptkomponenten resorbiert wurde.

Abb. 31. *Pelmatohydra oligactis*. Der invers eingepflanzte seitliche Kopfgewebering wird zur Knospenbildung verbraucht.

Die gleichen Ergebnisse waren zu verzeichnen, wenn Kopf und Fuß des Pfropfstammes entfernt wurden. Mit anderen Worten: Das Fehlen dieser Körperteile hatte gar keinen Einfluß auf das Verhalten des Pfropfreises. Es verhielt sich genau so, wie dies aus obigen Versuchen bekannt ist. Der Hauptkomponent regenerierte in allen von mir beobachteten Fällen die abgeschnittenen Köpfe und Füße.

Wenden wir uns nun den Transplantationen in *normaler Richtung* zu! Vorausschicken möchte ich, daß ich die Versuche wiederum in zwei Gruppen anordnete, nämlich in eine solche, deren Hauptkomponenten Kopf und Fuß besaßen und in eine zweite, in der sie fehlten (Abb. 29 *B* und *C*). Aber wieder zeigte sich innerhalb dieser beiden Gruppen kein Unterschied in bezug auf das Verhalten des Pfropfreises. Überhaupt unterschieden sich die Ergebnisse nach den gesamten Transplantationen, die mit Pfropfreisern bis zu einer Länge von 1.2 mm ausgeführt wurden, nicht von den oben beschriebenen. Etwas anders gestalteten sie sich allerdings bei größeren Transplantaten.

Wie Abb. 32 und Abb. 33 *A* erkennen lassen, regenerierte ein in der

Mitte des Körpers eingepflanztes Pfropfreis, das in dem ersteren Falle eine Länge von 1,8 mm, in dem anderen von 1,5 mm besaß. Auch das abgeschnittene orale und aborale Ende des Hauptkomponenten wurde wieder ergänzt (Abb. 33 *A*), so daß sich aus beiden Experimenten eine zweiköpfige *Hydra* ergab (Abb. 33 *B*), die sich der Länge nach allmählich in zwei gleich große Individuen teilte.

Zurückblickend auf die Vorgänge nach seitlichen Transplantationen läßt sich kurz zusammenfassend sagen, daß in fast allen Fällen eine Resorption des eingepflanzten Teilstückchens stattfand, abgesehen von einigen Ausnahmen. Bei diesen war aber das Transplantat so groß, daß es, ohne irgend von der Unterlage beeinflußt zu werden, selbständig zu regenerieren vermochte.

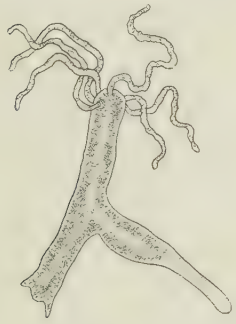

Abb. 32.

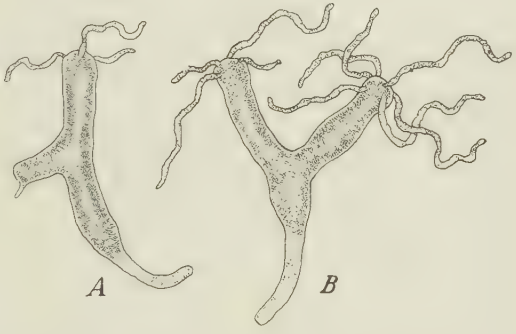

Abb. 33.

Abb. 32. *Pelmatohydra oligactis*. Regeneration des in normaler Richtung aufgepfropften Kopfstückes bei Anwesenheit des Kopfes und Fußes des Pfropfstammes.
Abb. 33. *Pelmatohydra oligactis*. *A* und *B* Regeneration des in normaler Richtung transplantierten Kopfringes bei Fehlen des Kopfes bzw. Fußes des Pfropfstammes.

Mit diesen seitlichen Transplantationen ist ferner die große Bedeutung des Hypostoms nachgewiesen, bei dessen Fehlen nicht nur die Induzierung von Neubildungen unterbleibt, sondern auch die Regeneration nicht oder nur unvollständig erfolgt. Letzteres hat auch Browne festgestellt.

Browne (1909) beschäftigte sich bekanntlich in der Hauptsache mit der seitlichen Einpflanzung einzelner Tentakel, die an der Basis noch ein kleines Stückchen Hypostom besaßen. Dabei hatte es sich gezeigt, daß fast immer eine Regeneration erfolgt. Dagegen konnte Browne bei Geweberingen unterhalb des Hypostoms, die seitlich in den Körperstamm transplantiert wurden, die Unfähigkeit zur Regeneration nachweisen. Nur größere Teilstücke waren in der Lage zu regenerieren, während alle anderen eine Einbeziehung in die Unterlage erfuhren.

2. In der Knospungszone.

Sehr mannigfaltig gestalteten sich die seitlichen Transplantationen in der Knospungszone und in der Stielregion. Bei früheren seitlichen

Pfropfungsexperimenten und bei einigen Vorversuchen dieser Art hatte sich herausgestellt, daß es für das Verhalten des Pfropfreises gleichgültig ist, ob Fuß und Kopf des Pfropfstammes vorhanden oder abgeschnitten waren. Trotz allem führte ich die Gruppierung in kopf- und fußlose bzw. kopf- und fußbesitzende Hauptkomponenten bei allen weiteren Transplantationsversuchen durch. Da ich aber auch hier wieder bei allen die gleiche Beobachtung machte — die kopf- und fußlosen Komponenten regenerierten das ihnen Fehlende und hinderten das Pfropfreis keineswegs an seiner regenerierenden Tätigkeit —, möchte ich bei der Beschreibung der nächsten Versuche auf diesen Faktor weiter kein Gewicht legen. Dagegen soll die Einteilung der Pfropfungen in inverse und normale beibehalten werden. Im Anschluß an die vorigen gehe ich auch hier

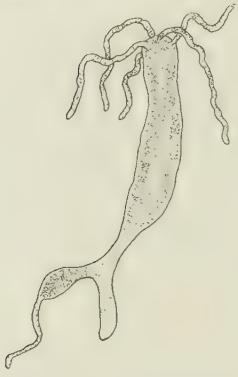

Abb. 34.

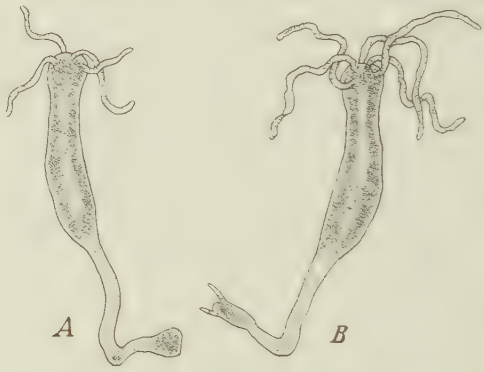

Abb. 35.

Abb. 34. *Pelmatohydra oligactis.* Das invers in die Knospungszone aufgepfropfte Kopfstück regeneriert nach Verlagerung in die Stielregion am aboralen Pol einen Tentakel.
Abb. 35. *Pelmatohydra oligactis.* *A* Nach Verlagerung des invers in die Knospungszone transplantierten Kopfringes in die Stielregion findet Regeneration statt. *B* Das Regenerat ist eine Knospe.

wieder von den *inversen* Transplantationen aus und beginne zunächst mit denen der *Knospungszone*. Es wurde wiederum versucht, Reihen aufzustellen, die annähernd den vorigen entsprachen. Die Methode war ebenfalls dieselbe, so daß sich eine nähere Beschreibung erübrigt.

Transplantierte ich kleine Kopfgeweberinge in einer Größe bis zu 0,60 mm, so wurden sie, wie wir dies von den übrigen seitlichen Pfropfungen kennen lernten, von dem Hauptkomponenten resorbiert, der alsdann zur Knospenbildung überging. Eine Regeneration, die zwar unvollständig war, wurde bei einer Größe des Pfropfreises von 0,70 mm erreicht. Unter Überwindung der Polarität bildete sich am aboralen Pol des kleinen seitlichen Komponenten ein Tentakel, der vorläufig der einzige blieb. Bevor dieser auftrat, zeigten sich unregelmäßige Aussackungen und Wulstungen am aboralen Pol des Kopfringes, was auf Verlagerung und Wanderung von Zellenmaterial schließen läßt. Nach 2 Tagen ist deutlich zu erkennen, daß das Pfropfreis die Knospungszone verlassen

hat und in die Stielregion hinabgewandert ist (Abb. 34). Noch besitzt es einen einzigen Tentakel, und erst nach einer Woche, nachdem das Transplantat sich in der Nähe der Fußdrüse befand, entstand ein zweiter Tentakel. Dann ging die Entwicklung der folgenden Tentakel ziemlich schnell vor sich. In 2 Tagen wurden zwei weitere Tentakel angelegt und ausgebildet. Durch Verlagerung von Gewebe des Stieles hatte das regenerierende Kopfstück, ähnlich wie bei den Experimenten der zweiten Versuchsreihe, sich zu einer regulären kleinen *Hydra* verwandelt (siehe Abb. 26 *B* und *C*). Einen ganzen Monat waren die beiden Individuen vereinigt, dann aber fand nach Durchteilung der Fußdrüse die Trennung statt.

Ein dritter Versuch dieser Reihe war eine Transplantation, die mit einem Pfropfreis von der gleichen Länge (0,70 mm) ausgeführt wurde. Bei diesem Experiment trat in der Knospungszone selbst überhaupt keine Regeneration ein. Wohl war, wie im vorigen Versuch, eine Wanderung zur Fußdrüse hin deutlich zu erkennen (Abb. 35 *A*). Und ganz in der Nähe derselben traten nach 8 Tagen die ersten Tentakel auf (Abbild. 35 *B*), das Zeichen einer beginnenden Regeneration. Diese allerdings war, wie sich bald zeigte, eine Knospe (Abb. 35), die sich loslöste. Dadurch war das aufgepfropfte Kopfgewebe bis auf einen kleinen Rest von Stielgewebe, an dem die Knospe angesessen hatte und das von dem Hauptkomponenten stammte, zusammengeschmolzen. Dieser wurde in den nächsten Tagen von dem Pfropfstamm abgeworfen und ging dann zugrunde.

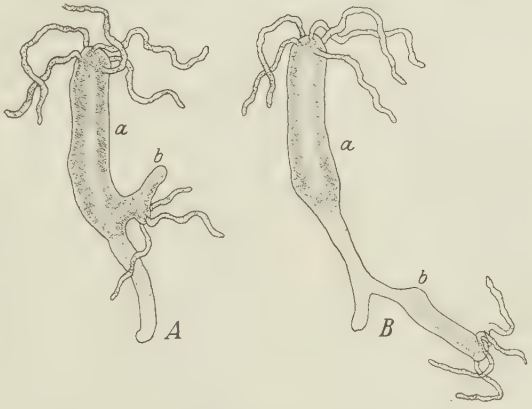

Abb. 36. *Pelmatohydra oligactis*. *A* Regeneration am oralen Pol des invers eingepflanzten seitlichen Pfropfstückes. *B* Nach weitgehender Regulation entsteht eine doppelköpfige *Hydra*. *a* Pfropfstamm; *b* Pfropfreis.

Ein viertes Experiment läßt in dem Verhalten des Transplantates eine deutliche Übereinstimmung dieser Reihe mit der ersten Versuchsreihe erkennen.

Ein Kopfring 0,75 —0,80 mm groß, wurde in umgekehrter Richtung in die Knospungszone eingefügt. In diesem Falle erfolgte nicht, wie in den bisher angegebenen Beispielen, eine Umkehrung der Polarität: denn schon nach 3 Tagen erschienen am oralen Pol des Komponenten *b* zwei Tentakel (Abb. 36 *A*). Infolge von Verlagerung und Verschiebung von

Gewebekomplexen wuchs das neu entstehende Köpfchen seitlich nach unten, so daß es parallel dem Kopf des Hauptkomponenten zu liegen kam, nur entgegengesetzt orientiert (Abb. 36 *B*). Die weiteren Regulationserscheinungen und Wachstumsvorgänge waren ziemlich kompliziert. Da der neugebildete Kopf eine Mundöffnung und Tentakel besaß, war er in der Lage, Beutetiere zu fangen und die aufgenommene und verdaute Nahrung zum Aufbau und zur Vermehrung seiner Zellelemente zu verwenden. Teils dadurch, teils durch Verlagerung und Wanderung von Gewebe, sowohl von dem Komponenten *a* wie von dem restlichen Teile des Pfropfreises aus, konnte verhältnismäßig bald eine Größenzunahme des neu entstandenen Kopfes festgestellt werden. Auch hier war wieder ein Herabgleiten des Regenerates am Stamm zu erkennen, das, als es in die Nähe der Fußdrüse kam, einen Stiel gebildet und bis auf eine kleine Vorwölbung (Abb. 36 *B*) seine Regulation beendet hatte.

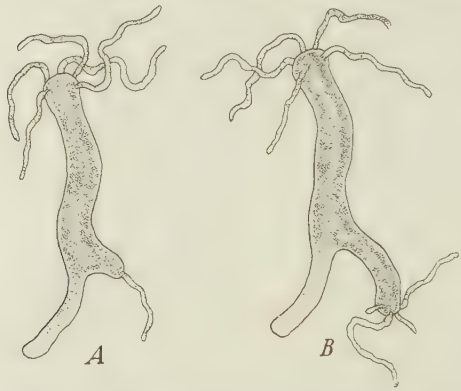

Abb. 37. *Pelmatohydra oligactis*. *A* und *B* Ein in normaler Richtung in die Knospungszone transplantierter Kopfring regeneriert am Transplantationsort.

Nicht immer trat diese Erscheinung der Regeneration am oralen Pol bei einer Pfropfreislänge von 0,75 bis 0,80 mm ein. Sehr oft wurde, wie wir das von kleineren Pfropfreisen schon sahen, das Transplantat durch Knospenbildung verbraucht. Versuche mit größeren Pfropfreisen von 0,85—1,5 mm regenerierten stets am oralen Pol, wie dies ausführlich in dem vorhergehenden Versuch dargestellt worden ist (siehe Abb. 36 *A* und *B*).

Bei seitlichen Pfropfungen in *normaler* Richtung erhalten wir ähnliche Resultate. Sie können deshalb kurz zusammengefaßt werden.

Eine Regeneration wurde schon mit 0,55—0,60 mm in der Knospungszone selbst erreicht, also nicht erst nach Verlagerung in die Stielregion. Zwar war sie anfänglich nur unvollständig; da zunächst nur ein Tentakel auftrat, der 4 Tage lang als einziger vorhanden war (Abb. 37 *A*). Dann erschien ein zweiter, am folgenden Tage bereits ein dritter und vierter, kurz, es war infolge Regeneration des Pfropfreises eine doppelköpfige *Hydra* entstanden (Abb. 37 *B*), die auf dem Wege der Längsspaltung (siehe Teil I, Abb. 4 *E*) sich in zwei Individuen teilte. Mit diesem Experiment war die Grenze der Regeneration in dieser Reihe festgesetzt, die ziemlich übereinstimmend bei derselben Pfropfreislänge lag wie die der II. Versuchsreihe.

Bei allen weiteren Versuchen zeigte sich die große Mannigfaltigkeit, die wir bereits bei den inversen Transplantationen kennen lernten, so daß es schwer ist, eine bestimmte Gesetzmäßigkeit herauszufinden. Sehr häufig regenerierte der Kopfring nach Verlagerung in die Stielregion. Viel weniger als in früheren Versuchen konnte ich Knospenbildung des Pfropfreises, d. h. die direkte Verwendung des Transplantates zur Knospenbildung beobachten.

Bei einem Kopfgewebering von 0,70—0,80 mm Länge, der in normaler Richtung in die Knospungszone einer anderen *Hydra* transplantiert wurde, traten erst nach einer Woche die ersten beiden Tentakel auf. In diesem Augenblick konnte noch nicht entschieden werden, ob es sich um eine Regeneration oder um die Entwicklung einer Knospe handelte. Jedoch schon bald erkannte man eine deutliche Einschnürung, wie sie bei typischer Knospenbildung sich zeigt (Abb. 38). Ein kleiner Rest des Pfropfreises blieb nach Ablösung der Knospe übrig, konnte aber keine Knospe mehr bilden und wurde allmählich von dem Hauptkomponenten resorbiert. Das Bemerkenswerte dieser Erscheinung ist das Auftreten einer Knospe am *oralen* Pol, an dem normalerweise sich keine Knospen bilden.

Abb. 38. *Pelmatohydra oligactis*. Das Pfropfreis wird zu einer Knospe.

Bei größeren Pfropfreisen ändern sich die Ergebnisse nicht. Es wiederholt sich dasselbe, was wir schon mehrere Male beobachteten: Regeneration oder Knospenbildung des Pfropfreises. Eine Einbeziehung desselben in den Pfropfstamm fand nicht statt.

An den zuletzt dargestellten Versuch möchte ich die Frage, die bereits bei den Pfropfungen der zweiten Versuchsreihe aufgeworfen wurde, anknüpfen: Sollte ein Kopfgewebe wirklich unipotent und nicht fähig sein, auch andersartige Bildungen als die ihm zukommenden zu produzieren? Die bisher angeführten Versuchsreihen haben gezeigt, daß wiederholt das Kopfgewebe zur Knospenbildung oder auch zur Bildung vollständiger Hydren Verwendung fand. Während bei den früheren Versuchen die Knospen sich am aboralen Pol entwickelten, haben wir in dem letzteren Beispiel den Beweis, daß auch der orale Pol die Fähigkeit der Knospenbildung besitzt, eine etwas ungewöhnliche Erscheinung für normale Verhältnisse, hier aber erklärlich durch den Einfluß des größeren Komponenten.

Burt behauptet ferner, daß ein isolierter Kopf (Goetsch 1928, ist derselben Meinung) selbst, wenn er gefüttert wird, keinen Stiel regeneriert und gibt damit einen neuen Beweis für die Unipotenz des Kopfgewebes. Bei den inversen Kopftransplantationen des ersten Teiles dieser Arbeit, hatte ich sehr viel mit isolierten Köpfen zu experimentieren. Dabei habe

ich hin und wieder eine Stielbildung beobachten können. Da bis zum Beginn der Stielbildung recht komplizierte Vorgänge stattfinden: Zellvermehrung und Wachstum bis zu einer bestimmten Größe des Regenerates, dann Einsetzen der Knospentätigkeit, wodurch vorhandenes Magengewebe verbraucht wird, gingen die meisten meiner Köpfe vorher zugrunde, ohne überhaupt zur Knospenbildung, geschweige denn zur Stielbildung geschritten zu sein.

3. In der Stielregion.

Ganz ähnlich waren die Resultate bei den seitlichen Transplantationen in der Stielregion. Wieder wurden die Versuche in zwei Gruppen angeordnet. Zu der ersten gehören alle inversen Pfropfungen, in die andere fallen die Pfropfungen in normaler Richtung. Bei der ersten Gruppe wurde die Umkehrung der Polarität zum erstenmal bei einer Pfropfreisgröße von 0,60 mm erreicht. Das Transplantat war in die Nähe der Fußdrüse eingepflanzt worden. Hier regenerierte es schon nach 2 Tagen den ersten Tentakel, zu dem noch bald zwei weitere hinzukamen. Nach einer Woche ungefähr hatte sich eine kleine, vollständige *Hydra* entwickelt. Von zehn Versuchen dieser Art verlief etwa die Hälfte in dieser Weise, während die anderen fünf zur Knospenbildung schritten: d. h. das Transplantat regenerierte an seinem aboralen Ende, verwandelte sich dann in eine Knospe, wodurch es meistens restlos verbraucht wurde.

Bei allen größeren Kopfringen, bis zu 1.75 mm, blieben die Verhältnisse dieselben. Entweder trat das eine oder das andere der geschilderten Ergebnisse ein. Eine Umkehrung der Polarität erfolgte nicht mehr bei Pfropfreisen, die eine Größe, ähnlich wie die der zweiten Versuchsreihe, von 1,8—2 mm aufzuweisen hatten.

Da bei den Transplantationen in normaler Richtung die Beobachtung die gleichen Resultate ergab, möchte ich darauf verzichten, Beschreibungen von Einzelheiten zu geben. Die Verhältnisse lagen ja in dieser Gruppe insofern einfacher, als eine Umkehrung der Polarität nicht zu erfolgen brauchte, da die Regeneration am freien, oralen Pol vor sich ging.

Ein einziger Fall soll noch etwas ausführlicher beschrieben werden, weil er zeigt, wie mannigfaltig die Ergebnisse nicht nur innerhalb einer Versuchsreihe, sondern bei einem Versuch selbst sein können.

Ein Teilstück des Kopfgewebes, 1,5 mm groß, wurde in die Stielregion direkt unterhalb der Knospungszone einer anderen *Hydra* in normaler Richtung eingepflanzt. Ein Hinabgleiten des Transplantates war bereits nach einigen Tagen zu erkennen. In der Nähe des aboralen Poles des Pfropfstammes setzte eine Regeneration des Kopfringes ein, die, wie sich bald herausstellte, eine Knospe war (Abb. 39 *A*). Nachdem sie sich losgelöst hatte, bildete der übrig gebliebene Rest noch eine kleine

Hydra (Abb. 39 *B*), die sich, nachdem sie auch noch eine Fußdrüse entwickelt hatte, von dem Hauptkomponenten trennte.

Zurückblickend läßt sich zunächst die eine Tatsache feststellen, daß eine Einbeziehung von Pfropfreisen nach einer festgelegten Grenze in den Stamm nicht erfolgt. Wir lernten schon die Knospungszone im ersten Teil der Arbeit als ganz besonders aktiv kennen. Daß in einer solchen Region, in der ununterbrochen Wachstums- und Teilungsvorgänge stattfinden, Regeneration eintritt, ist gar nicht erstaunlich. Sehr interessant ist die Erscheinung, daß viele Teilstücke erst nach Verlagerung in die Stielregion regenerierten. Dabei konnte immer dieselbe Beobachtung gemacht werden: Stielgewebe des Hauptkomponenten wanderte in das Transplantat hinüber. Daraus könnte man vielleicht schließen, daß die Größenzunahme des Pfropfreises, die durch die Verlagerung von Stielgewebe herbeigeführt wurde, die Regeneration veranlaßt. Außerdem lernten wir ja schon sehr oft den Einfluß des höher differenzierten Stielgewebes kennen. Köpfe, oder kopfähnliche Bildungen, wie sie im ersten Teile der vorliegenden Arbeit nach Transplantation mit der Mundscheibe aufgepfropfter Kopfstücke am Pfropfstamm hervorgerufen werden konnten, entstanden nie. Es kann sich also um eine Induktionswirkung, die von dem Hypostom doch zweifellos ausging, in diesen Fällen nicht handeln.

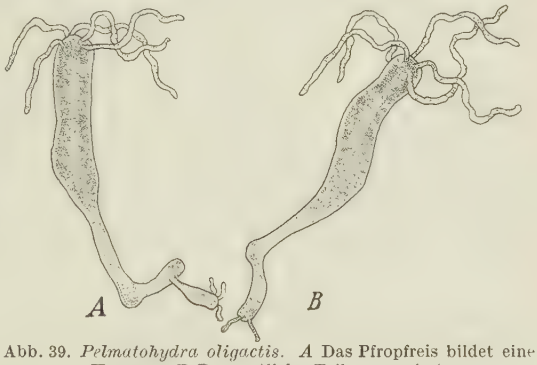

Abb. 39. *Pelmatohydra oligactis*. *A* Das Pfropfreis bildet eine Knospe. *B* Der restliche Teil regeneriert.

III. Transplantationsversuche mit Stielstückchen oberhalb der Fußdrüse.

A. Vereinigung der Komponenten in Richtung der Längsachse des Körpers.

Da schon mehrere Male der Einfluß des Stielgewebes festgestellt werden mußte, lag es nahe, auch dieses noch auf seine Wirkung in bezug auf andere Komponenten zu prüfen, in der Weise, wie es vorher mit dem Kopfgewebe durchgeführt worden war. Damit kommen wir zu dem zweiten Teil der Burtschen Arbeit, welcher Untersuchungen mit kleinen Stielstückchen anstellte, d. h. mit Stielgewebe, das sich direkt oberhalb der Fußdrüse befand. Die einzelnen Komponenten wurden in derselben Weise angeordnet wie bei den Transplantationen mit Kopfringen: In

umgekehrter und normaler Richtung transplantierte ich die Pfropfreise auf den oralen bzw. aboralen Pol einer anderen *Pelmatohydra*. Diese vier Kombinationen (Abb. 40) entsprachen also ganz den im II. Teil zusammengestellten Kombinationen der Kopfringe.

Zur Ergänzung wurden auch in diesem Falle noch seitliche Pfropfungen ausgeführt. Die Ergebnisse der gesamten Stieltransplantationen waren viel einheitlicher als die der Kopfringe und darum leichter zusammenzufassen.

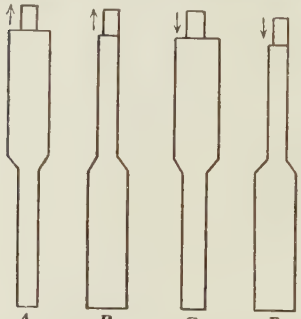

Abb. 40. *Pelmatohydra oligactis*. Versuche mit Stielstückchen auf den oralen und aboralen Pol transplantiert. *A* und *B* in inverser Richtung. *C* und *D* in normaler Richtung. (Schematisch nach BURT.)

Bei den Pfropfungen in Richtung der Längsachse des Körpers waren im großen und ganzen die gleichen Resultate zu verzeichnen, wie BURT sie bereits festgestellt hatte. Gehen wir systematisch vor und stellen wieder, wie im zweiten Teile der Arbeit vier Versuchsreihen auf. Kopf und Fuß der Versuchstiere, d. h. der äußerste orale und aborale Gewebering wurden stets abgeschnitten. Die Methode war dieselbe, wie ich sie bereits ausführlich beschrieben habe.

1. Das Pfropfreis wird invers aufgepflanzt.

I. Versuchsreihe.

In der ersten Versuchsreihe wurden inverse Stielstücke in verschiedener Größe auf den oralen Pol, also auf Kopfgewebe eines anderen Polypen transplantiert (Abb. 40 *A*).

Sehr kleine Teilstückchen bis zu 0,50 mm wurden manchmal resorbiert. Eine Resorption brauchte nicht unbedingt einzutreten. Abb. 41 *A* und *B* zeigt einen solchen Fall. Es ist zu erkennen, wie das Pfropfreis allmählich immer kleiner wird und schließlich ganz verschwindet, während gleichzeitig der Pfropfstamm neue Tentakel und damit ein neues Köpfchen bildet und ebenfalls eine neue Fußdrüse entwickelt.

Bei größeren Stielstücken erfolgte unter Überwindung der Polarität am Pfropfreis die Ausbildung einer Fußdrüse (Abb. 42 *A*). So besaß das Tier zwei Fußdrüsen, da auch die entfernte des Hauptkomponenten wieder regeneriert wurde. Beide wiesen typische Struktur und Funktion auf und bald heftete sich das Tier mit der einen, bald mit der anderen an. Das Stielstückchen wurde von dem regenerierenden Kopf des Pfropfstammes, der sich an die Spitze stellte, zur Seite gedrängt und infolge des „Spitzenwachstums" der *Pelmatohydra* seitlich am Stamm herabgedrückt (Abb. 42 *B*). Dabei ist zu beachten, daß sich in keinem Versuch seine Größe verringerte. In unveränderter Form gelangte es so in die Stielzone des Hauptkomponenten, so daß die Transplantation den Ein-

druck einer doppelfüßigen *Hydra* machte (Abb. 42 *C*). Die weiteren Regulationserscheinungen sind sehr interessant. Wir haben es mit regelrechten Verschmelzungsvorgängen zu tun. Durch die Abb. 42 *C—F* habe ich diesen Prozeß darzustellen versucht. Es ist zu sehen, wie allmählich der Gabelungspunkt der beiden Stiele immer mehr der Fußdrüse näher rückt, um schließlich ganz zu verschwinden. Der Wanderungs- und Verschmelzungsprozeß des Pfropfreises bis zu seinem Verschwinden dauerte ungefähr 6 Wochen. Dieser Verschmelzungsvorgang konnte wiederholt bei allen Transplantationsversuchen beobachtet werden, deren Pfropfreise eine Fußdrüse regeneriert hatten. War die Neubildung einer Fußdrüse unterblieben, trat Resorption ein.

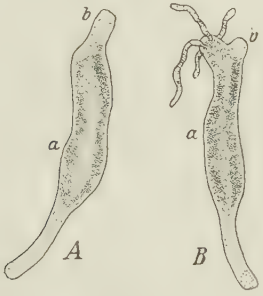

Abb. 41.

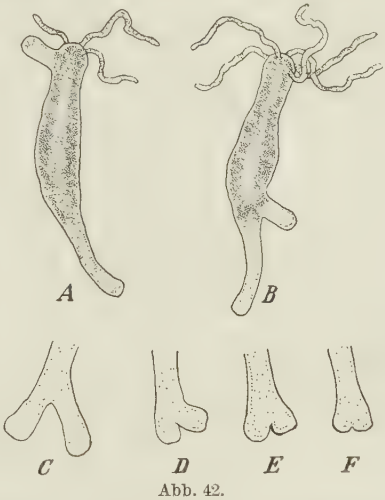

Abb. 42.

Abb. 41. *Pelmatohydra oligactis*. *A* und *B* Resorption eines sehr kleinen invers aufgepfropften Stielstückchens. *a* Pfropfstamm; *b* Pfropfreis.

Abb. 42. *Pelmatohydra oligactis*. *A* Unter Überwindung der Polarität entsteht am transplantierten Stielstück eine Fußdrüse. *B* Das Stielstück wird abwärts gedrängt, wodurch eine doppelfüßige *Hydra* entsteht. *C—E* Verschmelzung derselben.

II. Versuchsreihe.

In der zweiten Versuchsreihe wurden inverse Stielteilstückchen auf den aboralen Pol, also auf gleichartiges Gewebe eines anderen Polypen transplantiert (Abb. 40 *B*). Wie Burt machte ich auch stets die Beobachtung der Bildung heteromorpher Fußdrüsen am freien oralen Pol des Pfropfreises, ganz gleichgültig, welche Größe dieses besaß. Da die oralen Enden des Pfropfstammes immer einen neuen Kopf bildeten, resultierte als Endergebnis innerhalb von 5 –6 Tagen ein normaler einheitlicher Polyp.

2. Das Pfropfreis wird normal transplantiert.

III. Versuchsreihe.

Bei den Transplantationen in normaler Richtung zeigte sich im Verhalten des Pfropfreises im allgemeinen kein Unterschied. Die Anordnung der Komponenten in der dritten Versuchsreihe geschah in derselben

Weise wie bei den entsprechenden Experimenten der dritten Reihe des zweiten Teiles. Ein Stückchen Stielgewebe wurde in verschiedenen Größen in normaler Richtung auf den oralen Pol einer anderen *Hydra* aufgepfropft (Abb. 40 *C*). Die Ergebnisse waren bis auf eine Ausnahme die gleichen wie in der ersten Versuchsreihe. Das Pfropfreis regenerierte eine Fußdrüse am freien aboralen Ende. Resorption wurde auch bei kleineren Teilstücken (bis 0,50 mm) nicht beobachtet. Während wir bisher bei allen Versuchen feststellen mußten, daß das Stielgewebe als „unipotentes" Gewebe, wie Burt es genannt hat, nur Fußdrüsen, also das ihm zukommende regeneriert, lernen wir jetzt einen Fall kennen, der sich etwas anders gestaltet.

Ein Stielgewebering, 1,2 mm groß, wurde mit dem oralen Pol auf das seines äußersten tentakulären Ringes beraubte orale Ende einer anderen *Hydra* transplantiert (Abb. 40 *C*). Nach den Erfahrungen, die wir bisher gemacht haben, müßte man erwarten, daß der aborale Pol des Pfropfreises ohne weiteres eine Fußdrüse neu bilden würde. Dies trat aber nicht ein. Das orale Ende des Pfropfstammes regenerierte einen mit acht Tentakeln versehenen Kopf, der, wie in den anderen erwähnten Fällen, seitlich herauswuchs (Abbild. 43 *A*), sich aber bald an die Spitze des Hauptkomponenten stellte und das Stielstückchen seitlich am Körperstamm der *Hydra* abwärts drängte. Plötzlich erschien am aboralen Pol des Pfropfreises ein einziger Tentakel (Abb. 43 *B*). Diese Erscheinung ist deshalb so merkwürdig, weil zunächst damit das gelegentliche Auftreten von Tentakeln am Stielgewebe bewiesen wird, wobei noch in diesem besonderen Fall eine Umkehrung der Polarität erfolgt. Die weiteren Regulationsvorgänge verliefen folgendermaßen: Der Tentakel am Pfropfreis wurde bald wieder zurückgebildet. Als das Transplantat die Stielregion erreicht hatte, war der Tentakel verschwunden. Eine Fußdrüse hat das Pfropfreis auch späterhin nicht mehr entwickelt. Es wanderte weiter fußwärts, wo es eine allmähliche Resorption erfuhr.

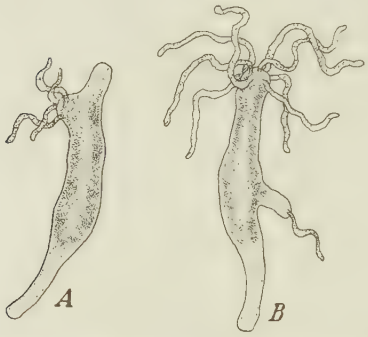

Abb. 43. *Pelmatohydra oligactis*. *A* und *B* Das vom regenerierenden Kopf des Hauptkomponenten nach abwärts gedrängte Stielstückchen regeneriert einen Tentakel.

Die Tentakelbildung durch das Stielgewebe widerspricht der Annahme Burts von der Unipotenz des Stielgewebes. Auch Goetsch (1928) ist der Ansicht, daß ein Stielstückchen nicht die Fähigkeit der Tentakelbildung besitze. Dagegen beweist Tripp (1928) durch seine Versuche das Gegenteil. Von 30 seiner Versuchstiere bekamen 4 Tiere je zwei Tentakel.

Ich wiederholte die Versuche und konnte einige Male Bildung von Tentakeln am Stielgewebe beobachten, wenn sie auch teilweise recht unvollkommen war.

Eine Erklärung ist, wie Tripp andeutet, in der Armut von bildungsfähigem Zellenmaterial des Stielgewebes zu suchen, die sehr oft, besonders bei vorausgegangener starker Knospenbildung des betreffenden Individuums, die Regenerationsfähigkeit von Tentakeln unterdrückt.

IV. Versuchsreihe.

Bei Versuchen der vierten Versuchsreihe wurden die Komponenten so vereinigt, wie es das Schema (Abb. 40 *D*) wiedergibt. Die Größe des Pfropfreises variierte auch bei dieser Versuchsanordnung. Bei allen Experimenten dieser Reihe regenerierte die Fußdrüse an dem freien aboralen Pol des Transplantates. Ebenfalls bildete der orale Pol des Hauptkomponenten das Verlorene wieder, so daß, wie in den entsprechenden Experimenten der zweiten Versuchsreihe, ein normaler Polyp sich ergab.

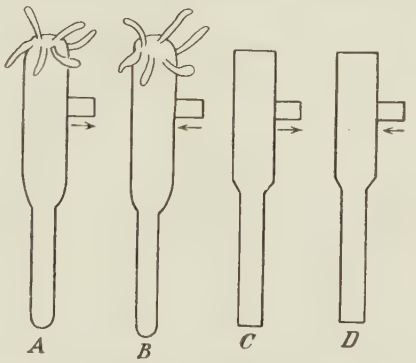

Abb. 44. *Pelmatohydra oligactis*. Seitliche Transplantation von Stielstückchen in umgekehrter und normaler Richtung. *A* und *B* bei Anwesenheit von Kopf und Fuß des Hauptkomponenten. *C* und *D* bei deren Fehlen.

B. Seitliche Transplantationen.

Zu diesen vier möglichen Vereinigungen fügte ich auch hier noch seitliche Transplantationen hinzu (Abb. 44 *A*—*D*); da aber bei dieser Anordnung keine Veränderung weder im Verhalten des Pfropfreises noch im Verhalten des Pfropfstammes zu verzeichnen war, möchte ich die Ergebnisse kurz zufammenfassen.

Die seitlichen Transplantationen mit Stielstückchen wurden in allen Körperregionen der *Hydra* ausgeführt. Die Vereinigung der Komponenten erfolgte, wie in früheren Versuchen, in inverser und normaler Richtung. Immer fand eine Fußdrüsenregeneration und ein Abwärtswandern des Pfropfreises zum aboralen Pol hin statt. Hier trat eine Verschmelzung der „doppelfüßigen" Tiere ein. Wurden die Köpfe und Fußdrüsen des Pfropfstammes entfernt, erfolgte stets eine Neubildung derselben.

Die Pfropfungen mit Stielgeweberingen haben gezeigt, daß auch das transplantierte Stielgewebe nicht in der Lage war, die Unterlage in der Weise zu beeinflussen, wie wir es von dem Hypostom wissen. Im Gegenteil, sobald der orale Pol des Pfropfstammes, mit welchem das Stiel-

gewebe zur Verwachsung gebracht worden war, einen neuen Kopf regeneriert hatte, wurde das Stielgewebe zur Seite gedrängt. Während sich der Kopf entfaltete und über dem Körperstamm der *Hydra* aufrichtete, wanderte das Stielstück distalwärts, wo es sich mit dem Stiel des Hauptkomponenten vereinigte. Aber immerhin ist das Stielgewebe nicht so beeinflußbar wie die Kopfgeweberinge. Das wird durch die unveränderte Größe bestätigt, die es bei seiner Wanderung bis in die Stielregion beibehält.

Die sämtlichen Versuche der vorliegenden Arbeit lassen deutlich erkennen, daß außer dem Hypostom bisher kein Gewebe gefunden wurde, welches eine Induktionswirkung auszuüben in der Lage wäre. Wie schon einmal erwähnt, ist es natürlich schwer, festzustellen, welcher Art die Zellkomplexe sind, von denen diese Wirkung ausgeht. Vielleicht wäre es möglich, auf histologischem Wege der Lösung dieses Problems näher zu kommen.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Die Mundscheibe ist im Besitz organisierender Zentren. Darum behält sie nicht nur ihren individuellen Charakter bei, sondern sie vermag auch neue Bildungen zu induzieren, wenn sie mit einer Wundfläche in Berührung gebracht wird.

2. Wird ein Kopfstück invers, also mit der Mundscheibe, die vollkommen unverletzt bleibt, auf den aboralen Pol eines anderen Individuums transplantiert, so entsteht an dieser Stelle ein heteromorpher Kopf. Es ist also möglich, durch den Einfluß des Hypostomgewebes, die Umkehr der Polarität hervorzurufen.

3. Inverse Kopfstücke, die seitlich in allen Körperregionen auf den Pfropfstamm aufgepflanzt werden, erzeugen (außer in der Knospungszone) vollständig ausgebildete Köpfe. Die Trennung der so entstandenen Doppelkopfbildung erfolgt auf dem Wege der Längsspaltung.

4. In der Knospungszone wird durch den Einfluß der mit der Mundscheibe transplantierten Kopfstücke die Knospentätigkeit angeregt. Die Knospen, sowohl die vollkommen ausgebildeten, die sich von den auf normalem Wege entstandenen nicht unterscheiden, als auch die unvollkommen ausgebildeten und nicht selbständig lebensfähigen lösen sich vom Pfropfstamm los. Bei letzteren kommt es entweder zur Resorption oder zur Verschmelzung der unvollständigen Knospe mit dem vereinigten Pfropfreis.

5. Außer unvollkommenen Knospen können andere unvollständige Bildungen durch die Transplantation inverser Kopfstücke hervorgerufen werden. Sie bilden aber eine Ausnahme und entstehen seltener als die vollkommenen Bildungen. Ihnen fehlt entweder die Proboscis mit den Tentakeln oder nur die Mundöffnung. Jedenfalls sind sie durch den

Mangel lebenswichtiger Organe nicht in der Lage, selbständig leben zu können. Sie werden entweder resorbiert oder abgeworfen.

6. Die Ergebnisse nach autoplastischen Transplantationen unterscheiden sich nicht, wie ja zu erwarten war, von denen nach homoplastischen Vereinigungen.

7. Bei den heteroplastischen Transplantationen, ausgeführt mit *Pelmatohydra oligactis*, *Hydra attenuata* bzw. *Hydra vulgaris* werden nur höchst selten lebensfähige Neubildungen induziert; die meisten werden kurz nach der Entstehung wieder resorbiert.

8. Das Gewebe unterhalb der Mundscheibe und das Gewebe der Stielregion vermag keine induzierende Wirkung auszuüben.

9. Ein Stückchen Kopfgewebe, das invers auf den oralen Pol eines anderen Individuums transplantiert wird, regeneriert an seinem aboralen Ende (bei einer Größe bis zu 0,75 mm) einen Kopf. Es findet also eine Umkehrung der Polarität statt. Diese tritt nicht mehr ein, wenn das Pfropfreis die bestimmte Größe (von 0,75 mm) überschritten hat.

10. Bei Transplantation auf den aboralen Pol dagegen erfolgt bis zu einer Größe des Pfropfreises von 0,50 mm Resorption desselben. Oberhalb dieser Grenze (bis zu einer Größe des Pfropfreises von 1,9 bis 2 mm) regeneriert der aborale Pol des eingepflanzten Kopfstückes unter Überwindung der Polarität einen Kopf.

11. Eine Regeneration ist bei jeder Pfropfreislänge möglich, wenn der Kopfgewebering in normaler Richtung auf den oralen bzw. aboralen Pol eines anderen Komponenten transplantiert wird.

12. In fast allen Fällen seitlicher Transplantation von kleinen Kopfstückchen, ob in umgekehrter oder normaler Richtung eingepflanzt, findet eine Resorption des Pfropfreises statt.

Dabei ist es gleichgültig, ob Kopf oder Fuß des Pfropfstammes vorhanden sind.

Nur sehr große Pfropfreise vermögen ausnahmsweise zu regenerieren.

13. Bei seitlichen Transplantationen in der Knospungszone erfolgt eine Regeneration schon bei einer verhältnismäßig geringen Größe des Pfropfreises. Manchmal regeneriert das Pfropfreis nach Verlagerung in die Stielregion. Außerdem kann die anfänglich als Regeneration erscheinende Neubildung eine Knospe sein, die sich nach einiger Zeit loslöst. Ähnliches ist bei Vereinigung von inversen Kopfgeweberingen mit dem aboralen Pol eines anderen Komponenten in Richtung der Längsachse des Körpers beobachtet worden. Aus diesen Beobachtungen folgt, daß das Kopfgewebe kein unipotentes Gewebe ist, da es als Knospenmaterial Verwendung finden kann.

14. Eine Einbeziehung von seitlichen Pfropfreisen nach Transplantation in die Stielregion tritt nur bei einer sehr geringen Pfropfreislänge

(unterhalb 0,60 mm) ein. Das Pfropfreis regeneriert entweder am Transplantationsort oder nach Verlagerung in die Nähe der Fußdrüse.

15. Pfropfungen mit kleinen inversen Stückchen des Stielgewebes zeigen ein analoges Verhalten wie die transplantierten inversen Kopfgeweberinge, nämlich die Bildung heteromorpher Fußdrüsen (schon bei einer Pfropfreislänge von 0,50 mm).

16. Auch in normaler Richtung aufgepfropfte Stielstückchen regenerieren im allgemeinen eine Fußdrüse am freien aboralen Pol.

17. Ausnahmsweise kann am oralen bzw. aboralen Pol eines mit einem anderen Komponenten vereinigten Stielstückchens ein Tentakel entstehen. Diese Beobachtung, ferner die der Regeneration von Tentakeln an kleinen isolierten Stielstückchen beweist, daß das Stiel- ebensowenig wie das Kopfgewebe ein „unipotentes" Gewebe sein kann.

Zum Schlusse möchte ich Herrn Geheimrat Prof. Dr. Korschelt für die bereitwillige Unterstützung und für mannigfache Anregungen herzlich danken. Ebenso bin ich Herrn Prof. Alverdes, Herrn Dr. Mattes und Herrn Dr. von Haffner zu Dank verpflichtet.

Literaturverzeichnis.

Boecker: Depressionen und Mißbildungen bei *Hydra*. Zool. Anz. **44** (1914). — **Brauer, A.:** Die Benennung und Unterscheidung der *Hydra*-Arten. Ebenda **33** (1908). — **Browne, E. N.:** The production of new hydranths in *Hydra* by the insertion of small grafts. J. of exper. Zool. **7** (1909). — **Burt, D. R.:** The head and foot of *Pelmatohydra olig.* Pall. as unipotent systems. Arch. mikrosk. Anat. u. Entw.-mechan. **104** (1925). — **Frischholz, E.:** Zur Biologie von *Hydra*. Biol. Zbl. **29** (1909). — **v. Gelei, J.:** Über die Sproßbildung bei *Hydra grisea*. Roux' Arch. **105** (1924). — Bemerkungen zu der morphologischen und physiologischen Gliederung des Körpers unserer Süßwasserpolypen. Zool. Anz. **64** (1925). — Das Rätsel der Nesselzellen. Biol. Zbl. **47** (1927). — **Goetsch, W.:** Beobachtungen und Versuche an *Hydra*. Ebenda **37** (1917). — Neue Beobachtungen und Versuche an *Hydra*. Ebenda **39/40** (1919/20). — Grüne *Hydra fusca*. Zool. Anz. **53** (1921). — Hermaphroditismus und Gonochorismus bei Hydrozoen. I.—III. Ebenda **54/55** (1922). — Beiträge zur Unsterblichkeit der Metazoen. Biol. Zbl. **41—43** (1921—23). — Chimärenbildung bei Cölenteraten. I. und II. Zool. Anz. **56** und **59** (1923/24). — Fortpflanzungserscheinungen an tierischen Chimären. Z. indukt. Abstammgslehre **33** (1924). — Zusammengesetzte Tiere. Natur **16** (1924/25). — Transplantation von Regeneraten. Sitzgsber. Ges. Morph. u. Physiol. Münch. **36** (1925). — Regeneration und Determination. Biol. Zbl. **45** (1925). — Tierkonstruktionen. München 1925. — Untersuchungen über Polarität. Sitzgsber. Ges. Morph. u. Physiol. Münch. **37** (1926). — Organisatoren bei regenerativen Prozessen. Naturwiss. **14** (1926). — Geschlechtsbestimmung bei *Hydra*. Biol. Zbl. **46** (1926). — Die Geschlechtsverhältnisse der Süßwasserhydroiden und ihre experimentelle Beeinflussung. Arch. Roux' **111** (1927). — Betrachtungen über Regenerationsvorgänge bei niederen Tieren. Sitzgsber. Ges. Morph. u. Physiol. Münch. **38** (1927/28). — **Groß, J.:** Versuche und Beobachtungen über die Biologie der *Hydra*. Biol. Zbl. **45** (1925). — **Hefferan, M.:** Experiments in grafting *Hydra*. Arch. Entw.mechan.

13 (1901). — **Hertwig, R.:** Über Knospung und Geschlechtsentwicklung von *Hydra fusca*. Biol. Zbl. **26** (1906). — **Issayew, V.:** Vererbungsstudien an tierischen Chimären. Ebenda **43** (1923). — Researches on animal Chimaeras. J. Genet. **14**, 3 (1924). — Studien an organischen Regulationen. Roux' Arch. **108** (1926). — **Joest, E.:** Transplantationsversuche an Lumbriciden. Arch. Entw.mechan. **5** (1897). — **King, H. D.:** Observations and Experiments on Regeneration in *Hydra viridis*. Ebenda **13** (1901). — Further Studies on Regeneration in *Hydra viridis*. Ebenda **16** (1903). — **Koch, W.:** Über die geschlechtliche Differenzierung und den Gonochorismus von *Hydra*. Biol. Zbl. **31** (1911). — Mißbildungen bei *Hydra*. Zool. Anz. **39** (1912). — **Kölitz, W.:** Fortpflanzung durch Querteilung bei *Hydra*. Ebenda **33** (1908). — Über Längsteilung und Doppelbildung bei *Hydra*. Ebenda **35** (1910). — Morphologische und experimentelle Untersuchungen an *Hydra*. Arch. Entw.mechan. **31** (1910/11). — **Korschelt, E.:** Regeneration und Transplantation. Jena 1907. — Zur Längsteilung bei *Hydra*. Zool. Anz. **34** (1909). — Regeneration und Transplantation **1**. Berlin 1927. — **Leiber, A.:** Über einen Fall von spontaner Längsteilung bei *Hydra viridis*. Zool. Anz. **34** (1909). — **Löb, J.:** Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere. Würzburg 1891/92. — **Marshall, W.:** Über einige Lebenserscheinungen der Süßwasserpolypen. Z. Zool. **37** (1882). — **Mrazek, A.:** Einige Bemerkungen über die Knospung und geschlechtliche Fortpflanzung bei *Hydra*. Biol. Zbl. **27** (1907). — **Müller, H.:** Einige Fälle von Doppelbildung und Concrescenz bei Hydroiden. Zool. Anz. **42** (1913). — **Nußbaum, M.:** Zur Knospung und Hodenbildung bei *Hydra*. Biol. Zbl. **27** (1907). — **Parke, H.:** Variation and Regulation of Abnormalities in *Hydra*. Arch. Entw.-mechan. **10** (1900). — **Peebles, F.:** Experimental Studies on *Hydra*. Ebenda **5** (1897). — Experiments in Regeneration and in grafting of *Hydrozoa*. Ebenda **10** und **14** (1900, 1902). — **Przibram, H.:** Tierpfropfungen. Braunschweig 1926. — **Rand, H. W.:** Regeneration and Regulation in *Hydra viridis*. Arch. Entw.mechan. 8 (1899). — Regulation of graft abnormalities in *Hydra*. Ebenda **9** (1900). — **Raud, Bovard, Minnich:** Localization of formative agencies in *Hydra*. Proc. nat. Acad. Sci. U. S. A. **12** (1926). — **Schaxel, J.:** Regenerations- und Transplantationsstudien. Zool. Anz. **78** (1928). — **Schultz, E.:** Über Reduktion, über Hungererscheinungen bei *Hydra*. Arch. Entw.mechan. **21** (1900). — **Schulze, P.:** Neue Beiträge zu einer Monographie der Gattung *Hydra*. Arch. f. Biontol. 4 (1917). — Bestimmungstabelle der deutschen Süßwasserhydrozoen. Zool. Anz. 54 (1922). — Biologie der Tiere Deutschlands (*Cnidaria*). Berlin 1922. — Zur Kenntnis und geographischen Verbreitung der Süßwasserpolypen. Zool. Anz. **74** (1927). — **Spemann, H.:** Über Organisatoren in der tierischen Entwicklung. Naturwiss. 1924. — **Stolte, H. A.:** Analyse der Bedingungen für Knospung und Sexualität bei *Hydra attenuata*. Biol. Zbl. **48** (1928). — **Trembley:** Memoires pour servir à l'histoire d'un genre des polypes d'eau douce. Leiden 1744. — **Tripp, K.:** Die Regenerationsfähigkeit von Hydren in den verschiedenen Körperregionen. Z. Zool. **132** (1928). — **Weimer, B. R.:** The physiological gradients in *Hydra*. I. Reconstitution and budding. Physiologic. Zool. **1** (1928). — **Wetzel, G.:** Transplantationsversuche mit *Hydra*. Arch. mikrosk. Anat. **45** (1895); **52** (1898). — **Wachs:** Über Längsteilung bei *Hydra*. Biol. Zbl. **39** (1919).

Lebenslauf.

Ich, Elfriede Mutz, wurde am 15. April 1901 als Tochter des Kaufmanns Ernst Mutz zu Barmen geboren. Ich besitze die preußische Staatsangehörigkeit und bin evangelischen Bekenntnisses.

Zuerst besuchte ich eine Volksschule meiner Vaterstadt, dann eine höhere Mädchenschule. Ostern 1920 trat ich in das Seminar und Oberlyzeum zu Kaiserswerth ein, das ich Ostern 1923 mit dem Zeugnis der Reife verließ. Ostern 1926 erhielt ich daselbst das Lehramtszeugnis für mittlere und höhere Schulen. In der Zwischenzeit, vom Wintersemester 1923 bis zum Wintersemester 1925 studierte ich an der Universität Marburg Naturwissenschaften. Sommersemester 1926 nahm ich das Studium an der Universität Marburg wieder auf und beschäftigte mich hauptsächlich mit dem Studium der Biologie.

Das Rigorosum bestand ich am 6. März 1929.

Meine akademischen Lehrer waren die Herren Prof. Alverdes, Geheimrat von Auwers, Prof. Claussen, Geheimrat Korschelt, Dr. von Haffner Prof. Schäfer, Prof. Wedekind.

Ihnen allen bin ich zu aufrichtigem Danke verpflichtet.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.